This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

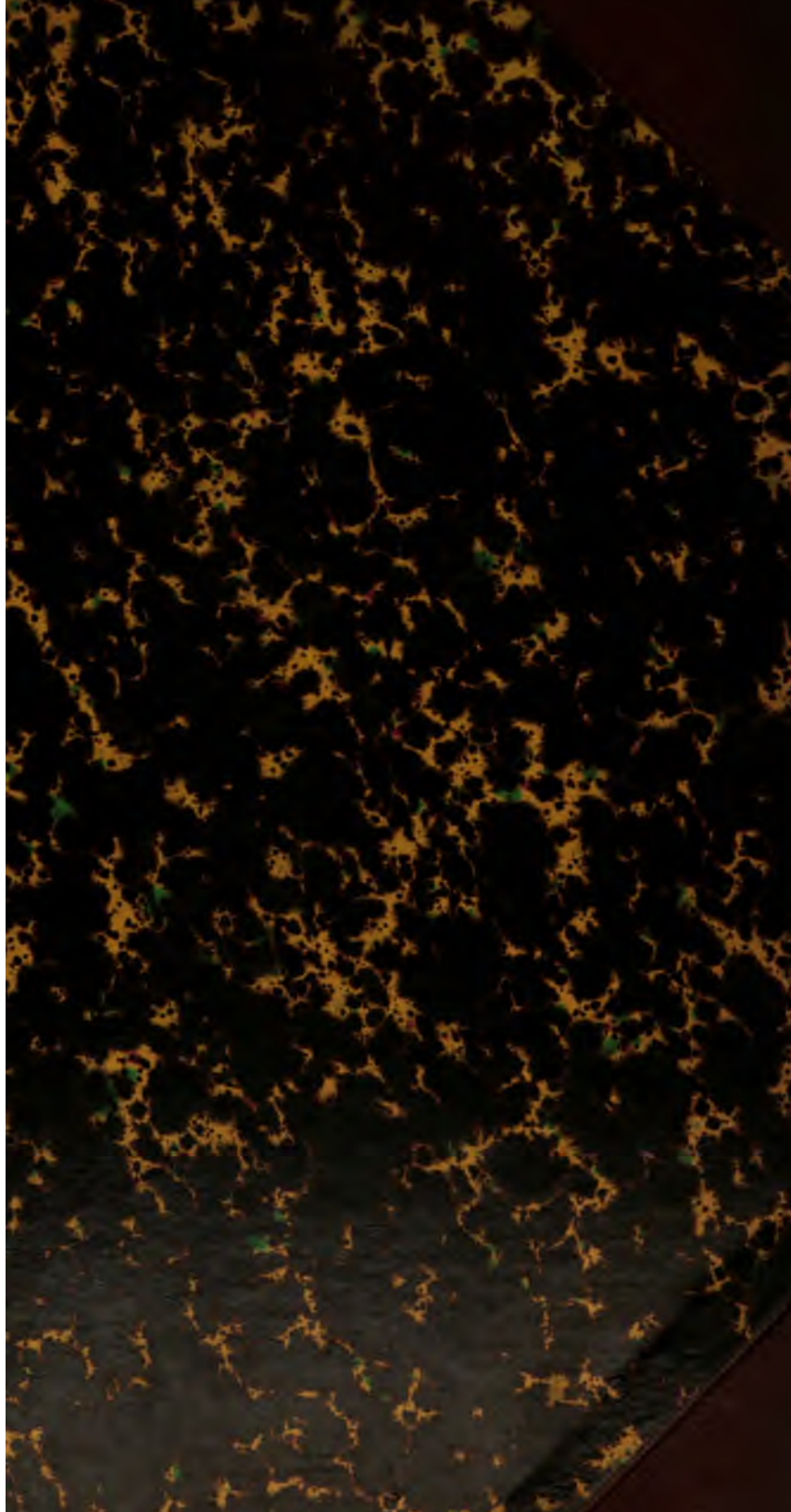
+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

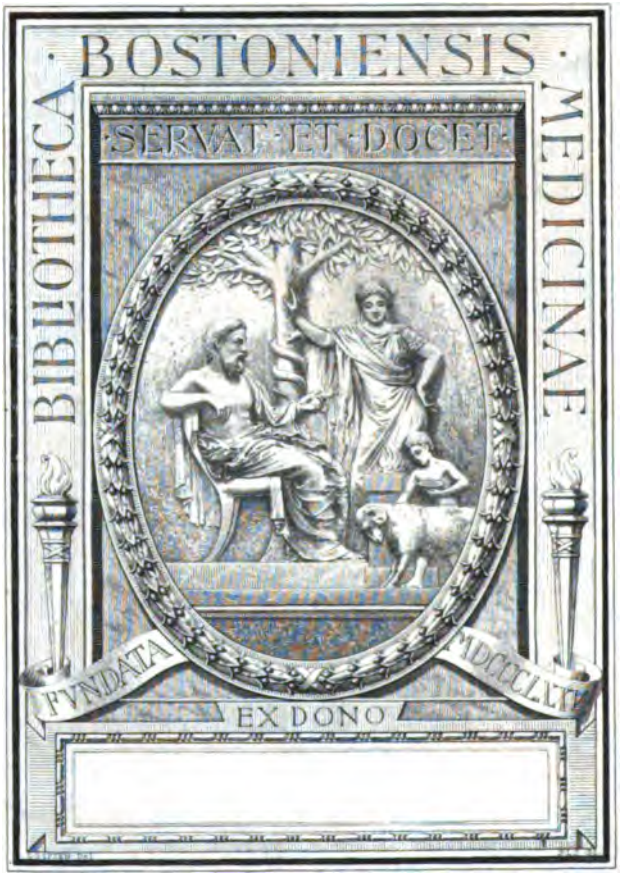
+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`




BIBLIOTHECA · BOSTONIENSIS · MEDICINAE
SERVAT · ET · DOCET
FVNDATA
EX DONO

Biologisches Centralblatt.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung

von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**
Professoren in München,

herausgegeben

von

Dr. J. Rosenthal,
Professor der Physiologie in Erlangen.

Sechsundzwanzigster Band.

1906.

Mit 103 Abbildungen und einer farbigen Tafel.

Leipzig.
Verlag von Georg Thieme.
1906.

BOSTON MEDICAL
AUG 28 1907
LIBRARY

CATALOGUED
AUG 27 1907
E. H. B.

K. b. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn, Erlangen.

Inhaltsübersicht

des

sechsundzwanzigsten Bandes.

O = Original; *R* = Referat.

Seite

Zum sechsundzwanzigsten Bande 1

Abderhalden, Emil. Lehrbuch der physiologischen Chemie in dreißig Vorlesungen. *R* 824

Artom, Cesare. Ricerche sperimentali sul modo di riprodursi dell'*Artemia salina* Lin. di Cagliari. *O* 26

— Note critiche alle osservazioni del Loeb sull'*Artemia salina*. *O* . . 204

Biedermann, W. Die Schillerfarben bei Insekten und Vögeln. *R* . . . 180

Bois-Reymond, René du. Über die Beziehungen zwischen Wandspannung und Binnendruck in elastischen Hohlgebilden. *O* 806

Boruttau, H. Die Elektrizität in der Medizin und Biologie. *R* 159

Chwolson, O. D. Lehrbuch der Physik. *R* 159

Czapek, F. Biochemie der Pflanzen. *R* 160

Dahl, Friedr. Die physiologische Zuchtwahl im weiteren Sinne. *O* . . . 3

Denker, Alfred. Die Membrana basilaris im Papageienohr und die Helmholtz'sche Resonanztheorie. *O* 600

Driesch, H. Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre. *R* 221

Emery, C. Zur Kenntnis des Polymorphismus der Ameisen. *O* 624

Ernst, Christian. Einige Beobachtungen an künstlichen Ameisennestern. *O* 210

Escherich, K. Die Ameise, Schilderung ihrer Lebensweise. *R* 801

Fischer, E. Über die Ursachen der Disposition und über Frühsymptome der Raupenkrankheiten. *O* 448. 534

Fuchs, R. F. Physiologisches Praktikum für Mediziner. *R* 287

— Wilhelm Roux, Die Entwickelungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. *R* 296. 340

— Zur Physiologie der Pigmentzellen. *O* 863. 888

Seite

Führer, Hermann. Notizen zur Biologie von *Convoluta roscoffensis* Graff. *O* 24
Goebel, K. Zur Biologie von *Cardamine pratensis*. *O* 481
Groß, J. Über einige Beziehungen zwischen Vererbung und Variation. *O* 395. 508. 545
Hayduck, F. Über die Bedeutung des Eiweiß im Hefenleben. *R* . . . 255
Heinz, R. Handbuch der experimentellen Pathologie und Pharmakologie. *R* 249
Henriksen, Martin E. A Functional view of Development. *R* . . . 18. 33
— The Danish Arctic Biological Station in Greenland. *R* 256
Hertwig, Oskar. Allgemeine Biologie. *R* 252
Hertwig, Richard. Über Knospung und Geschlechtsentwickelung von *Hydra fusca*. *O* 489
Hesse, E. *Lucilia* in *Bufo vulgaris* Laur. schmarotzend. *O* 633
Höber, Rudolf. Zur Frage der elektiven Fähigkeiten der Resorptionsorgane. *O* 748
International Catalogue of scientific Literature. *R* 254
Janicki, C. v. Über Ursprung und Bedeutung der Amphimixis. Ein Beitrag zur Lehre von der geschlechtlichen Zeugung. *O* 769. 833
Jordan, Hermann. Die Leistungen des Zentralnervensystems bei den Schnecken. *O* 124. 143
Jost, L. Über Reaktionsgeschwindigkeit im Organismus. *O* 225
Kaserer, H. Über die Oxydation des Wasserstoffes und des Methans durch Mikroorganismen. *R* 190
Kleinpeter, H. Die Erkenntnistheorie der Naturforschung der Gegenwart *R* 223
Koltzoff, N. K. Über das Skelett des tierischen Spermiums. *O* 854
Kossmann, R. Die Erhaltung günstiger Varianten. Eine Entgegnung auf den Aufsatz von Kranichfeld. *O* 15
Kranichfeld, Hermann. Die Erhaltung und die Kontinuität günstiger Varianten. Eine Replik auf die Entgegnung von R. Kossmann. *O* 244
Kupelwieser, Hans. Versuche über Entwickelungserregung und Membranbildung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. *O* 744
Kusnezov, N. J. Zur Frage über die Bedeutung der Färbung der Hinterflügel der *Catocala*-Arten. *O* 116
Leisewitz, W. Über chitinöse Fortbewegungsapparate einiger (insbesondere fußloser) Insektenlarven. *R* 630
Linden, Maria Gräfin v. Untersuchungen über die Veränderung der Schuppenfarben und Schuppenformen während der Puppenentwickelung von *Papilio podalirius*. — Die Veränderung der Schuppenform durch äußere Einflüsse. *O* 580
Lloyd, F. E. The Desert Botanical Laboratory of the Carnegie Institution of Washington. *O* 791
Loew, E Bemerkungen zu W. Burck's Abhandlung über die Mutation als Ursache der Kleistogamie. *O* 129. 161. 193
Luciani, Luigi. Physiologie des Menschen. *R* 910
Marcus, H. Über die Beweglichkeit der *Ascaris*-Spermien. *O* 427

Seite

Mazzarelli, S. Rivista mensile die Pesca (lacustre, fluviale, marina). *R* . 831
Molisch, H. Die Lichtentwickelung in den Pflanzen. *R* 64
Morgan, T. H. Are the Germ-Cells of Mendelian Hybrids „Pure"? *O* . 289
Müller-Pouillet. Lehrbuch der Physik und Metereologie. *R* 192
Nagel, W. Handbuch der Physiologie des Menschen. *R* 879
Piepers. Über die sogen. „Schwänze" der Lepidopteren. *R*. 208
Plate, Ludwig. Hatschek's neue Vererbungshypothese. *O* 524
Popoff, M. Fischfärbung und Selektion. *O* 272
Rádl, Em. Einige Bemerkungen und Beobachtungen über den Phototropismus der Tiere. *O* 677
Rosenthal, J. Bemerkungen zu dem Aufsatz des Herrn K. C. Schneider „Das Wesen des Psychischen". *O* 95
Rosenthal, Werner. Beobachtungen an Hühnerblut mit stärksten Vergrößerungen und mit dem Ultramikroskop. *O* 697
— Beiträge zur Bekämpfung des Typhus im Deutschen Reiche. *R* . . 828
Rousseau. Annales de Biologie lacustre. *R* 318
Salensky, W. Über den Vorderdarm des *Polygordius* und des *Saccocirrus*. *O* 199
Samuely, Franz. Die neueren Forschungen auf dem Gebiet der Eiweißchemie und ihre Bedeutung für die Physiologie. *R* 370. 430
Schimkewitsch, M. Die Mutationslehre und die Zukunft der Menschheit. *O* 37. 65. 97
Schneider, Karl, Camillo. Das Wesen des Psychischen. *O*. 76
Schultze, O. Zur Frage von dem feineren Bau der elektrischen Organe der Fische. *O* 640
Schulz, Oskar. Neuere und neueste Schilddrüsenforschung. *O* 754
Simroth, Heinrich. Über den schwarzen Hamster als typische Mutation. *O* 334
Snyder, Karl. Das Weltbild der modernen Naturwissenschaft nach den Ergebnissen der neuesten Forschungen. *R* 252
Spuler, Arnold. Über einen parasitisch lebenden Schmetterling, *Brady-podicola hahneli* Spuler. *O* 690
Steinbrinck, C. Über Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen. *O* 657. 721
Toyama, Kametaro. Mendel's laws of heredity as applied silk-worm crosses. *O* 321
Tschermak, Erich. Über die Bedeutung des Hybridismus für die Deszendenzlehre. *O* 881
Ursprung, A. Die Erklärungsversuche des exzentrischen Dickenwachstums. *O* 257
Versluys, J. Über die Konjugation der Infusorien. *O* 46
Vries, Hugo de. Ältere und neuere Selektionsmethode. *O*. 385
— Die Neuzüchtungen Luther Burbank's. *O* 609
Wasmann, E. Beispiele rezenter Artenbildung bei Ameisengästen und Termitengästen. *O* 565
Weinberg, Richard. Die Pygmäenfrage und die Deszendenz des Menschen. *O* 282. 304

Seite

Wiesner, J. Jan Ingen Housz. Sein Leben und sein Wirken als Naturforscher und Arzt. *R* 220
Woltereck, R. Mitteilungen aus der Biologischen Station in Lunz (O.-Ö.). *O* 463
Zacharias, Otto. Die Begründung zweier neuer Süßwasserforschungsstationen im Auslande. *O* 62
— Ein schwimmendes Laboratorium für marine Biologie. *O* 63
— Das Plankton als Gegenstand eines zeitgemäßen biologischen Schulunterrichts. *R* 249
— Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde. *R*. 223
Ziegler, H. E. Die Vererbungslehre in der Biologie. *R* 621
Warren Triennial Prize 880

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik in München | Professor der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

9481

STOMATOLOGY AUG 28 1907 LIBRARY

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark. Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVI. Bd. 1. Januar 1906. № 1.

Inhalt: **Zum 26. Bande.** — **Dahl**, Die physiologische Zuchtwahl im weiteren Sinne. — **Kossmann**, Die Erhaltung günstiger Vasianten. — Henriksen, A Functional view of Development. — **Führer**, Notizen zur Biologie von *Convolvin roscoffensis* Graff. — **Artom**, Ricerche Sperimentali sul modo di Riprodursi.

Zum sechsundzwanzigsten Bande.

Fünfundzwanzig Jahre sind verflossen, seitdem der Unterzeichnete sich mit seinen Kollegen Reess und Selenka zur Herausgabe des Biologischen Centralblatts verbunden hat. Unsere Absicht war, ein Organ zu schaffen, welches den Zusammenhang zwischen den zahlreichen Wissenschaften vermitteln sollte, aus denen sich die Gesamtwissenschaft der Biologie zusammensetzt. Zu diesem Zwecke sollte einerseits von den wichtigsten Errungenschaften aller einschlägigen Gebiete durch sachlich gehaltene Referate fortlaufend Kunde gegeben werden, andrerseits durch grösere Übersichten über hervorragende Fortschritte der Erkenntnis in der Form von Essays den Vertretern der Einzelgebiete Gelegenheit gegeben werden, von den Errungenschaften auf Nachbargebieten genauere Einsicht zu nehmen. Ein grosser Stab der hervorragendsten Arbeiter auf den verschiedensten Gebieten hatte sich

zur Mitwirkung bereit erklärt. So trat das neue Blatt hoffnungsvoll in die Öffentlichkeit.

Der ursprüngliche, von den Herausgebern entworfene Plan ist, das muss offen bekannt werden, nur zum kleinen Teil innegehalten worden. Die versprochenen Berichte wurden im Laufe der Zeit immer spärlicher. Dafür liefen mehr Originalbeiträge ein, als wir anfangs erwartet hatten. Ich glaube, wir brauchen diese Verschiebung gegen das ursprüngliche Programm nicht zu bedauern. An Spezialorganen, welche sich fast ausschliefslich mit dem Referieren beschäftigen, ist heutzutage kein Mangel. Als Zentralorgan für alle biologischen Wissenschaften dagegen nimmt unser Blatt eine geachtete Stellung ein. Seine Freunde sind in allen Weltteilen zu finden. In den bisher erschienenen fünfundzwanzig Bänden finden sich wertvolle Beiträge zur Klärung allgemeiner biologischer Fragen, für welche in anderen periodischen Zeitschriften kaum ein passender Platz gewesen wäre. So glauben wir annehmen zu dürfen, dass unser Blatt der Wissenschaft gute Dienste geleistet hat und hoffen, dass es solche auch ferner leisten kann und wird.

Allen unseren bisherigen Mitarbeitern sagen wir für ihre Mitwirkung herzlichen Dank und heifsen neue Mitarbeiter gern willkommen. Wir werden auch ferner bestrebt sein, allen denen, welche einen Beitrag zur Erweiterung und zur Vertiefung des Wissens auf den Gebieten der Biologie zu bringen haben, einen neutralen Boden zu bieten. Das Centralblatt huldigt keiner besonderen Richtung. Die Herausgeber werden, wie bisher, auch diejenigen zu Worte kommen lassen, mit deren Anschauungen sie selbst nicht übereinstimmen sollten, unter der selbstverständlichen Voraussetzung, dass die eingesandten Beiträge von wissenschaftlichem Wert und in wissenschaftlichem Geist abgefasst sind. Rein persönliche Polemik werden wir von unserem Blatt nach Möglichkeit fernzuhalten suchen.

Die einzelnen Zweige des von uns vertretenen Gebiets haben sich im verflossenen Jahrhundert in verschiedener Art entwickelt. Während in einzelnen die Detailarbeit überwog, wurde in anderen die Spekulation eifrig gepflegt. Die Ungeduld verleitet nicht selten, über die Grenzen des wirklich Erforschten, ja sogar des zur Zeit Erforschbaren hinauszugehen, durch Gedankenkombinationen vorauszunehmen, was erst durch mühsame Einzelarbeit nach und nach erreicht werden könnte. Versuche dieser Art

hat es zu jeder Zeit gegeben; in den letzten Jahren sind sie zahlreicher hervorgetreten als in den Zeiten, die der Gründung unsres Blattes unmittelbar vorausgegangen waren. Das spiegelt sich auch im verjüngten Maßstab im Inhalt des Blattes. Gerade weil es sich nicht an die Vertreter eines einzelnen Wissensgebiets, sondern an alle Biologen im weitesten Sinne wendet, ist es auch von denen, die mit ihrer Spekulation die fernsten Ziele erreichen zu können vermeinen, gern zur Veröffentlichung ihrer Gedanken benutzt worden. Die Herausgeber haben niemals verhehlt, dass sie auf andrem Standpunkte stehen. Sie wollen aber auch Bestrebungen, welche von anderen Gesichtspunkten geleitet werden, Raum gewähren, sich auszusprechen. Freie Diskussion, wenn sie von ernstem wissenschaftlichen Streben beseelt ist, fördert die Wissenschaft immer. Und diese Förderung soll und wird auch in Zukunft das Ziel sein, nach welchem wir streben.

Erlangen im Dezember 1905.

Namens der Herausgeber:
J. Rosenthal.

Die physiologische Zuchtwahl im weiteren Sinne.

Von Friedr. Dahl.

Schält man aus den verschiedenen Deszendenztheorien dasjenige heraus, was allen gemeinsam ist, so treten zwei wichtige Sätze hervor: 1. Alle Organismen, die wir heute vor uns sehen, haben sich aus einem oder aus wenigen organischen Urwesen entwickelt, 2. die Entstehung der Arten knüpfte an die Veränderlichkeit an, welche wir auch heute noch bei organischen Formen beobachten können.

Der geringste Schritt, den wir über diese beiden allgemein angenommenen Sätze hinaus weiter gehen, führt uns notwendig in eine Spezialtheorie hinein und die Anhänger anderer Theorien stehen uns dann als Gegner gegenüber. — Bringen wir z. B. die Entstehung der Arten mit der Entstehung künstlicher Zuchtrassen in Parallele, so befinden wir uns schon auf dem Spezialgebiete der Darwin'schen oder der Selektionstheorie, und die Neolamarckisten, deren es namentlich unter den Botanikern sehr viele gibt, sind unsere Gegner.

Die oben ausgesprochenen Sätze — man kann sie auch als den allen Theorien gemeinsamen Deszendenzgedanken bezeichnen —

können nicht genug hervorgehoben werden, da sie, man kann wohl sagen, eine feste Errungenschaft des menschlichen Wissens sind. Der Deszendenzgedanke ist es, der jetzt alle biologischen Schriften durchdringt, der sogar, wie sich leicht zeigen lässt, in den Schulbüchern die Behandlung des Stoffes beherrscht: Ist in einem Buche von Anpassung einer Art die Rede — und dieser Ausdruck kehrt in fast allen mir bekannten Schulbüchern wieder —, so wird stillschweigend eine Deszendenz angenommen, eine Abstammung der vorliegenden Form von einer anderen zugegeben.

Zur Klärung aller augenblicklich noch schwebenden Fragen muß immer wieder neues Material herbeigeschafft werden. Schließlich wird sich zeigen, welche unter den aufgestellten Theorien allen Tatsachen am vollkommensten gerecht wird, welche unser Kausalbedürfnis im weitesten Maße befriedigt. — —

Seit drei Jahren mache ich, unterstützt von der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Untersuchungen über eine spezielle Tiergruppe, über die Spinnentiere Deutschlands. Ich habe es mir zur Aufgabe gemacht, an der Hand einer sorgfältigen Statistik die Stellung einer jeden Art im Haushalte der Natur festzustellen. Demnächst werde ich meine Resultate über die Familie der Wolfspinnen *(Lycosidae)* veröffentlichen. Auf einzelne Punkte, soweit sie die oben genannte Frage berühren, erlaube ich mir, hier kurz einzugehen.

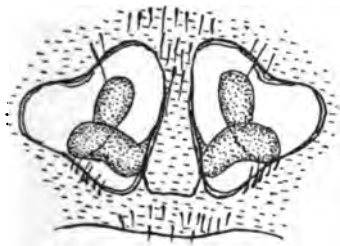
Die Untersuchungen, soweit sie bisher fortgeschritten sind, haben an erster Stelle ergeben, 1. dass es unter den einheimischen Spinnen nicht zwei Arten gibt, welche genau die gleiche Stellung im Haushalte der Natur einnehmen. Die (etwa 70) Lykosidenarten Deutschlands, die alle ihre Beute im Laufe fangen und kein Fangnetz spinnen, die alle ihren Eiersack den Sonnenstrahlen zuführen, die alle als Spinne (nicht als Ei) an geschützten Orten überwintern und die in ihrer Lebensweise noch vieles andere gemein haben, nehmen doch, jede für sich wieder einen ganz bestimmten Platz ein. Einige wenige Arten wurden zwar bisher in zu geringer Zahl gefunden, als dass sich ihre Stellung in dem genannten Sinne völlig einwandfrei ergeben hätte. Soviel aber zeigte die Untersuchung in allen Fällen, dass auch diese Arten in ihrer Lebensweise mit keiner der anderen Arten vollkommen übereinstimmen.

Abgesehen von dieser ersten Tatsache — sie scheint, da auch aus verschiedenen anderen Tiergruppen ähnliche Beobachtungen vorliegen, ganz allgemeine Gültigkeit zu besitzen — wurden bei den Spinnenarten noch gewisse Beziehungen erkannt, über deren allgemeine Gültigkeit man sich bisher ebenfalls nicht klar ausgesprochen hat.

Um zu zeigen, was ich meine, gehe ich von einem bestimmten Beispiel aus:

Lycosa pullata Cl. und *Lycosa riparia* C. L. Koch[1]) sind zwei Spinnenformen, die einander äußerst nahe stehen, die aber doch, wie dies bei den Spinnen als Regel gelten kann, gute Arten sind, d. h. die nicht durch Übergänge miteinander verbunden sind. Sie unterscheiden sich, wie alle nahe verwandten, nicht geographisch getrennten Spinnenarten besonders dadurch, dass die Form der Kopulationsorgane eine verschiedene ist (vgl. die Figuren). Die Kopulationsorgane bestehen bei beiden Arten aus genau denselben Grundelementen, sind aber doch so scharf verschieden, dass eine Kreuzung zwischen den beiden Formen offenbar unmöglich ist. — In der Tat fand ich unter den vielen Hunderten, ja ich darf wohl sagen den Tausenden von hierher gehörenden Individuen, deren

Fig. 1.



a.

Fig. 2.

b

Die weiblichen Geschlechtsorgane *a* von *Lycosa pullata*, *b* von *Lycosa riparia*. Beide Figuren sind nach einem Kanadabalsampräparat schematisch gezeichnet. Quergestrichelt sind die dickeren Teile der äußeren Chitinhaut wiedergegeben. Jederseits von einem Septum liegt unter einer dünneren Haut eine schlauchförmige Samentasche (punktiert wiedergegeben). Der Eingang zur Samentasche liegt unter dem vorstehenden Rand des Septums, bei *a* weiter nach hinten. Die äußere Umrandung des dünnhäutigen Feldes jederseits vom Septum steht ebenfalls vor und dient zum Anklammern der männlichen Kopulationsorgane.

Kopulationsorgane ich ansehen konnte, niemals eine Übergangsform, einen Bastard.

Die Lebensweise ist bei beiden genannten Arten sehr ähnlich und doch in ganz bestimmter Weise verschieden. Beide Arten kommen, im Gegensatz zu vielen anderen Gattungsgenossen, ausschließlich auf humusreichem, mehr oder weniger mit Gras bewachsenem Boden vor. Sie unterscheiden sich aber bestimmt dadurch voneinander, dass *Lycosa pullata* immer auf trockenerem Gelände, besonders auf Wiesen (weniger auf trockenen Weiden) gefunden wird, *Lycosa riparia* dagegen an nassen, etwas sumpfigen

1) Die Art wird in den araneologischen Werken fälschlich mit dem jüngeren Namen *L. prativaga* L. Koch belegt. Diejenige Spinnenart, welche von den Araneologen gewöhnlich *L. riparia* genannt wird, ist *L. cursoria* C. L. Koch.

Stellen, die mit höheren Gräsern (nicht mit Schilf) bestanden sind. — Auf den Unterschied des Geländes ist vielleicht ein zweites Unterscheidungsmerkmal der beiden Arten, ein Farbenmerkmal zurückzuführen. Bei *Lycosa riparia* sind die Beine scharf hell und dunkel geringelt, bei *Lycosa pullata* dagegen fast einfarbig braun. Da die erstere Art sich stets im höheren Grase aufhält, die letztere, besonders im ersten Teil des Frühlings, an den kahleren Stellen der Wiesen, auf Maulwurfshaufen u. s. w. zu finden ist, wird man an eine Farbenanpassung denken, wie man sie beim Tiger und beim Löwen annimmt. Ich lasse es dahingestellt sein, ob diese Deutung der Farben die richtige ist. Soviel steht jedenfalls fest, dass *Lycosa pullata* in dem trockenen Gelände, *Lycosa riparia* in dem nasseren Gelände besser fortkommt, sonst würden sie bei ihrer Beweglichkeit nicht so ausschließlich an die beiden genannten Geländeformen gebunden sein.

Nasse und trockene Wiesenstellen wechseln oft miteinander ab und gehen dann vielfach unmerklich ineinander über. In solchen Fällen beobachtet man auf den Übergangsstreifen beide Arten zugleich. — Was man von Tieren verschiedener geographischer Verbreitung überall da, wo feste Wasser- oder Gebirgsschranken fehlen, längst weiß, bestätigt sich also auch für die Arten, welche in demselben geographischen Gebiete biocönotisch verschieden leben.

2. Die Arten greifen in ihrem Vorkommen übereinander über, ohne sich auf dem gemeinschaftlichen Teil zu vermischen. Bastarde fehlen in dem vorliegenden Falle, soweit die Erfahrung reicht, gänzlich. In anderen Fällen sind sie verhältnismäßig äußerst selten.

Sehen wir nun zu, wie weit die bei den genannten beiden Spinnen allgemein gültigen Tatsachen 1. und 2, durch die verschiedenen Deszendenztheorien erklärt werden können.

Wir stellen uns zunächst auf den Standpunkt der Neolamarckisten und nehmen an, dass alle Arten durch unmittelbare Einwirkung der äußeren Lebensbedingungen entstanden sind. Ein notwendiges logisches Postulat ist dann, dass überall da, wo die Lebensbedingungen ineinander übergehen, auch die an die Lebensbedingungen angepassten Formen ineinander übergehen müssen. Lange Zeiträume können nach logischem Ermessen an dieser Tatsache nichts ändern, da die einwirkenden Ursachen ja immer dieselben bleiben. Oder wir müssten schon die Annahme machen, dass die sämtlichen den verschiedenen Lebensbedingungen in demselben geographischen Gebiete entsprechenden Formen ursprünglich durch scharfe geographische Schranken getrennt entstanden seien (Migrationstheorie). Zu dieser Annahme stehen aber auf araneologichem Gebiete die Tatsachen in scharfem Gegensatz. Gerade bei geographisch getrennten Arten ist der Unterschied der Kopulationsorgane oft

sehr gering, bezw. nicht konstant, während bei nahe verwandten Formen, die unmittelbar nebeneinander leben, der Unterschied immer äußerst scharf ist. — Man sieht übrigens auch durchaus nicht ein, wie verschiedene Lebensbedingungen so speziell auf die Form der Kopulationsorgane hätten einwirken sollen und vor allen Dingen, wie durch dieselben Ursachen bei Männchen und Weibchen Änderungen, die einander entsprechen, hervorgebracht werden konnten, da doch die Organe bei den beiden Geschlechtern nichts weniger als homolog sind. Kurz, der Neolamarckismus lässt auf dem Gebiete der Araneologie völlig im Stiche.

Eine zweite Theorie, die auch heute noch viele Anhänger zählt, ist die Nägeli'sche Theorie. Sie lässt die Arten aus zwingenden inneren Ursachen heraus, etwa wie Kristalle entstehen. Die Nägeli'sche Theorie würde die zweite der oben genannten Tatsachen (2.), dass zwei Arten übereinander übergreifen und doch scharf voneinander verschieden sind, sehr wohl erklären. Gegen sie machen sich aber aus der ersten der mitgeteilten Tatsachen (1.) Schwierigkeiten geltend. — Höchst sonderbar wäre es, wenn sich aus inneren Ursachen heraus in einer Gegend genau soviele Arten entwickelt haben sollten, als es verschiedene äußere Lebensbedingungen gab. Keine Geländeform ist nämlich unbesetzt geblieben und nirgends wird derselbe Platz von zwei gleichberechtigten Arten eingenommen. Nur scheinbar tritt dieser Fall bisweilen ein, wenn bei verschiedener geographischer Verbreitung zwei Arten — etwa eine dem Küstenklima und eine dem Binnenlandklima entsprechende Form — über einander übergreifen. Dieser Fall ist tatsächlich bei verschiedenen Spinnenarten in den mittleren Teilen Deutschlands zu beobachten. Die Arten nehmen in diesem Falle aber trotzdem offenbar nicht denselben Platz im Haushalte der Natur ein. — Die Nägeli'sche Theorie muss, von einem Araneologen angewendet, notwendig den Eindruck erwecken, dass die von ihr vorausgesetzten, den Tierformen innewohnenden, unbekannten Ursachen den Zweck verfolgten, alle vorhandenen äußeren Lebensbedingungen auszunutzen, mit einem Wort, die Theorie setzt eine „Zielstrebigkeit" voraus. Auch zur Erklärung der schon einmal berührten Tatsache, dass die (nicht homologen) männlichen und weiblichen Kopulationsorgane bei den Arten stets genau zueinander passen, bedarf die Nägeli'sche Theorie der Annahme einer Zielstrebigkeit. — Die Zielstrebigkeit (Finalität Reinke's) entspricht aber unserem Kausalbedürfnis so wenig, dass wir sie nur dann, wenn alle anderen Erklärungsversuche fehlschlagen, gelten lassen können.

Wenden wir uns nun einer dritten Theorie zu, der Mutationstheorie, die gerade in neuester Zeit viele Anhänger für sich gewonnen hat: — Als Anhänger der Mutationstheorie müssten wir in dem oben genannten Spezialfalle (Tatsache 2) annehmen, dass die

eine der beiden genannten Arten unvermittelt, wie eine Missbildung, aus der andern entstanden sei. — Die scharfe Abgrenzung der beiden Arten wäre durch diese Annahme völlig erklärt. Eine Schwierigkeit würde sich nur aus der Tatsache (1) aus der weitgehenden Parallele zwischen den so entstandenen Arten einerseits und den vorhandenen Lebensbedingungen andererseits ergeben. Diese Schwierigkeit kann der Anhänger der Mutationstheorie nur mittels einer Hilfstheorie beseitigen. Er muss entweder, wie die Neolamarckisten, annehmen, dass die äußeren Lebensbedingungen durch direkte Einwirkung die Mutationen hervorbrachten oder er muss, wie die Darwinisten, annehmen, dass sehr viele Formen durch Mutation entstanden, dass von diesen aber nur ein sehr geringer Bruchteil geeignete Lebensbedingungen vorfand, die allergrößte Mehrzahl dagegen im Kampfe ums Dasein zugrunde ging. — Die erste Schwierigkeit wäre durch die eine oder die andere dieser Hilfstheorie beseitigt. Eine zweite noch weit größere Schwierigkeit aber bleibt bestehen: Es wurde schon wiederholt hervorgehoben, dass die männlichen und die weiblichen Kopulationsorgane bei den Spinnen nicht homolog sind. — Eine gelegentlich auftretende starke Abweichung in der Form dieser Organe ist natürlich weder im einen noch im anderen Geschlechte ausgeschlossen. Dass aber zwei derartige starke Abweichungen vom Normalen gerade zueinander passten und dass die Träger der zueinander passenden abweichend geformten Kopulationsorgane sich gerade fanden, würde doch, da starke Abweichungen bekanntlich recht selten sind, ein höchst wunderbarer Zufall sein. — Eine bis auf abnorme Abweichungen ausgedehnte Korrelation zwischen den beiden gänzlich heterogenen Organen anzunehmen, wäre der einzige Ausweg. Diese Annahme würde jedoch eine zu gewagte, durch keine Beobachtungstatsachen gestützte Hilfstheorie sein. — Der ganze Vorgang würde nur dann etwas an Unwahrscheinlichkeit einbüßen, wenn wir annehmen, dass früher starke Abweichungen vom Normalen weit häufiger vorkamen als jetzt. Für diese Annahme liegt aber wieder nicht der geringste auf Beobachtungen basierende Grund vor. Der Araneologe kann sich also der Mutationstheorie nicht wohl anschließen, es sei denn, dass sich keine Theorie finden lässt, welche die vorliegenden Tatsachen ungezwungener erklärt.

Als vierte Theorie, die wir versuchen wollen mit den bei der Untersuchung der Spinnen gewonnenen Beobachtungstatsachen in Verbindung zu bringen, sei die Darwin'sche oder Selektionstheorie genannt. Die Selektionstheorie hat vor anderen Theorien den Vorteil voraus, dass sie mit Tatsachen auskommen will, die auch heute noch allgemein der Beobachtung zugängig sind. Diese Tatsachen sind: 1. geringfügige Variationen, 2. der Kampf ums

Dasein und 3. die Tatsachen der Vererbung. — Geringfügige Variationen kommen auch heute noch in dem Maße vor, dass wir nicht zwei Individuen derselben Art finden können, die einander völlig gleichen. Den Kampf ums Dasein können wir sogar bei unserer eigenen Art, beim Menschen, hinreichend als Tatsache beobachten. Er beruht darauf, dass mehr Organismen erzeugt werden, als fortexistieren können. Dass die elterlichen Eigenschaften im allgemeinen auf die Nachkommen übertragen werden, steht ebenfalls genügend fest.

Ein durchaus logischer Schluss ist es, dass im Kampf ums Dasein durchschnittlich nicht die weniger erhaltungsmäßigen Variationen erhalten bleiben, zur Fortpflanzung gelangen und ihre Eigenschaften auf ihre Nachkommen übertragen. Die Erklärung der oben genannten Tatsache (1), dass für die verschiedenen Existenzbedingungen jetzt überall entsprechende Tierformen vorhanden sind, ergibt sich aus der Theorie so ungezwungen, dass ich auf diesen Punkt hier nicht weiter einzugehen brauche. Nur eine scheinbare Schwierigkeit möchte ich kurz berühren. — Man hat darauf hingewiesen, dass die Selektionstheorie nicht die Entstehung der ersten Anfänge eines Organes erklären könne, weil für viele Organe eine Anfangsstufe angenommen werden müsse, die noch nicht nützen und deshalb ihrem Träger noch keinen Vorteil im Kampfe ums Dasein gewähren könne. — Als Beispiel nenne ich ein allen Spinnen zukommendes Organ, das vielleicht schon bei der Entstehung der ersten Spinne entstand. Ich meine das im Endglied der Taster befindliche männliche Kopulationsorgan. Es muss zugegeben werden, dass dieses Organ in seiner Funktion als Übertragungsorgan erst von dem Augenblick an wirklich nützlich war, als es seine Aufgabe voll und ganz erfüllte. Bei einigem Nachdenken kann man sich aber, hier, wie in allen schwierigen Fällen den Vorgang des ersten Auftretens sehr wohl vorstellen. Die Taster dienten den Spinnen ursprünglich jedenfalls lediglich zum Tasten. Beim Männchen kam zu dieser Funktion allmählich eine zweite hinzu, nämlich die, die weiblichen Geschlechtsorgane bei der Begattung festzuhalten, eine Funktion, die auch heute noch mit der der Übertragung verbunden ist. Aus dem Tastorgan entwickelte sich also beim Männchen ganz allmählich ein Klammerorgan und aus diesem kann man sich sehr wohl das Übertragungsorgan ganz allmählich entstanden denken. Zunächst wurde jedenfalls nur gelegentlich etwas Sperma durch das Klammerorgan eingeführt. — Wir nehmen also, um uns kurz auszudrücken, in allen schwierigen Fällen einen Funktionswechsel an. Es ist das zwar eine Hilfstheorie, aber, wohl bemerkt, keine Hilfstheorie, die eigens zur Erklärung einer hier bestehenden Schwierigkeit erst aufgestellt wird, sondern die längst, auf Tatsachen begründet, besteht.

Eine zweite scheinbare Schwierigkeit ergibt sich für die Selektionstheorie aus der oben angegebenen Tatsache (2), dass nahe verwandte nebeneinander vorkommende Arten so scharf voneinander abgegrenzt sind. — Darwin selbst hat nie den Versuch gemacht, mit Hilfe seiner Theorie diese Tatsache zu erklären. Trotzdem liefert seine Theorie, konsequent durchgeführt, eine Erklärung und zwar eine Erklärung, die sich völlig ungezwungen ergibt. — Die Konsequenzen der Darwin'schen Theorie, um die es sich hier handelt, hat man die physiologische Zuchtwahl genannt.

Gehen wir, um die Entstehung der *Lycosa pullata* und der *Lycosa riparia* zu erklären von einer gedachten Mittelform als einer gemeinschaftlichen Urform aus und machen die völlig ungezwungene Annahme, dass Variationen, soweit sie der molekulare Aufbau der Urform zuließ, ursprünglich nach allen Seiten hin erfolgten. Machen wir ferner die (für unsere Ausführungen nicht unbedingt notwendige) Annahme, dass die Urform sowohl auf dem nassen als auf dem trockenen Gelände vorkam, dann wird eine eingehende Überlegung an der Hand einiger der vielen Variationen die Entstehung der beiden Arten ergeben.

Unter den vielen Variationen kamen jedenfalls einige (vielleicht sogar recht viele) Individuen vor, die auf dem trockenen und auf dem nassen Gelände gleich gut fortkamen. Andere gab es, die etwas besser für das nasse Gelände geeignet waren und noch andere, die etwas besser für das trockene Gelände geeignet waren. In Bezug auf die Kopulationsorgane gab es Individuen (und wahrscheinlich recht viele), deren Kopulationsorgane der Form nach zu denen der meisten anderen Individuen gleich gut passten und andere, deren Kopulationsorgane etwas besser zu denen bestimmter anderer Individuen passten. Im letzteren Falle konnte die, für die männliche Spinne meist etwas gefährliche, Übertragung des Spermas leicht und schnell vollzogen werden.

Nachdem dies vorausgeschickt ist, wird eine einfache Überlegung ergeben, dass diejenigen Individuen, die einerseits besser für eine bestimmte Geländeform geeignet waren und deren Kopulationsorgane andererseits besser zu denen der für das gleiche Gelände geeigneten passten, allmählich immer zahlreicher werden mussten.

Um den Nachweis in klarer Weise liefern zu können, wollen wir diejenigen Individuen, welche gleich gut für beide Geländeformen geeignet waren, a, diejenigen, die besser für das trockene Gelände geeignet waren, b, diejenigen, die besser für das nasse Gelände geeignet waren, c nennen, ferner wollen wir diejenigen Individuen, deren Kopulationsorgane für die der meisten anderen gleich gut passten, α, diejenigen, deren Kopulationsorgane nur zu den Kopulationsorganen einiger an das trockene Gelände ange-

passten Individuen gut passten, β, diejenigen, deren Kopulationsorgane nur zu denen einiger an das nasse Gelände angepassten Individuen gut passten, γ nennen. Tatsächlich kamen dann folgende Variationen vor: aα, aβ, aγ, bα, bβ, bγ, cα, cβ, cγ.

Für den zweifellos häufigsten Fall aα nehmen wir eine willkürlich große Zahl von Individuen, etwa 10000 (oder nach Belieben mehr) als Ausgangspunkt an. Für die wahrscheinlich auch noch nicht sehr seltenen Fälle aβ, aγ, bα, cα nehmen wir als ursprüngliche Individuenzahlen je 100 an. Für die offenbar seltenen Fälle bβ, bγ, cβ, cγ nehmen wir als ursprüngliche Individuenzahl 10 an. Es ergibt sich dann folgendes Schema:

	Kopulationsorgane zu denen fast aller andern Individuen passend (α)	Kopulationsorgane nur zu denen der Gruppe b gut passend (β)	Kopulationsorgane nur zu denen der Gruppe c gut passend (γ)
Für keine Geländeform besser geeignet (a)	aα (= 10000 Ind.)	aβ (= 100 Ind.)	aγ (= 100 Ind.)
Für das trockenere Gelände besser geeignet (b)	bα (= 100 Ind.)	bβ (= 10 Ind.)	bγ (= 10 Ind.)
Für das nassere Gelände besser geeignet (c)	cα (= 100 Ind.)	cβ (= 10 Ind.)	cγ (= 10 Ind.)

Ich muss wiederholen, dass die Zahlen nicht absolute Größen sondern nur nach dem wahrscheinlichen Verhältnis ein Mehr oder Weniger andeuten sollen. Sie sind für die nun folgende Betrachtung möglichst ungünstig angenommen. Für sie macht es nichts aus, wenn man statt dieser Zahlen beliebige andere Zahlen setzt.

Zunächst ist klar, dass die Individuen cγ, d. h. die Individuen, welche einerseits für das nassere Gelände besser geeignet waren und deren Kopulationsorgane andererseits zu denen der an das nasse Gelände angepassten Formen besser passten, sich in erster Linie mit Individuen der letzteren Art paarten und dass deren Nachkommen nach dem Gesetz der Vererbung fast alle einerseits an das nassere Gelände angepasst waren und andererseits Kopulationsorgane besaßen, die besser zu denen anderer an das nasse Gelände angepassten Individuen passten. Im Kampfe ums Dasein blieben also diese Nachkommen, da sie fast alle gut angepasst waren, in verhältnismäßig größerer Zahl erhalten.

Genau dasselbe gilt für die Individuen der Gruppe bβ, nur mit dem Unterschied, dass deren Nachkommen besser an das trockene Gelände angepasst waren.

Die Individuen der Gruppen bγ und cβ paarten sich wegen der Form ihrer Kopulationsorgane in erster Linie mit Individuen,

welche gerade an eine entgegengesetzte Geländeform angepasst waren. Ihre Nachkommen waren deshalb fast ausschließlich an keine der beiden Geländeformen angepasst und gingen in sehr großer Zahl im Kampfe ums Dasein zugrunde.

Die Nachkommen der Gruppen aβ, aγ, bα und cα zeigten nur zur Hälfte Anpassung, weil gewöhnlich nur eins der Eltern angepasst war. Von ihnen mussten also im Kampfe ums Dasein verhältnismäßig etwa doppelt so viele zugrunde gehen als bei den Nachkommen der Gruppen cγ und bβ.

Die Nachkommen der Gruppe aα zeigten zum allergrößten Teil weder Anpassung an das trockenere noch Anpassung an das nassere Gelände. Sie konnten also wie die der Gruppen bγ und cβ nur auf dem Grenzgebiete mit den anderen konkurrieren. Auf dem nassen und auf dem trockenen Gebiete mussten sie bei der Konkurrenz mit angepassten Individuen in verhältnismäßig sehr großer Zahl zugrunde gehen. Auch auf dem meist schmalen Grenzstreifen fanden sie aber Konkurrenz und zwar von beiden Seiten, weil die Formen des nassen und des trockenen Geländes für dieses Übergangsgelände nicht schlechter angepasst zu sein brauchten als sie. Im allgemeinen mussten sie also in verhältnismäßig sehr großer Zahl zugrunde gehen.

Nach diesen Betrachtungen ist klar, dass die Individuenzahl der Gruppen bβ und cγ, wenn sie ursprünglich auch äußerst klein war, im Laufe der Generationen immer mehr wachsen musste, während die der anderen Gruppen, mochten sie ursprünglich auch ganz außerordentlich überwiegen, immer mehr zurücktreten mussten. Mit anderen Worten: es mussten allmählich zwei sogenannte gute Arten entstehen, wie wir sie jetzt in *Lycosa pullata* und *Lycosa riparia* vor uns haben.

Ich hoffe, dass jeder, der gewohnt ist, abstrakt zu denken, meinen Darlegungen bis hierher gefolgt ist und wende mich jetzt kurz den anderen Seiten der physiologischen Zuchtwahl zu.

Außer der mechanischen Schranke, welche die Form der Kopulationsorgane einem Vermischen der Formen entgegensetzt, können im Tierreich auch andere Schranken auftreten, welche zu genau demselben Resultate, zu guten Arten, führen müssen.

Zunächst ist die geographische Schranke zu nennen, die ohne die physiologische Zuchtwahl zum Ziele führt, also hier eigentlich nicht in Betracht kommt, dann eine zeitliche Schranke, ferner eine psychische Schranke und endlich eine in der Beschaffenheit der Befruchtungskörper zu suchende germinative Schranke. Alle diese Schranken kommen bei der Entstehung guter Arten in Anwendung.

Die psychische Schranke gibt sich uns als Neigung für die angepasste Form und Abneigung gegen die nicht angepasste

Form zu erkennen. Abneigung unter nahe verwandten Arten beobachten wir namentlich bei psychisch hochstehenden Tieren. Die Neigung und Abneigung konnte an verschiedene Sinne anknüpfen. An den Gesichtssinn knüpfte sie namentlich bei Vögeln und Insekten an, an den Gehörsinn namentlich bei unscheinbar gefärbten Vögeln bezw. Insekten. In beiden Fällen sind die Tiere mit charakteristischer Farbe bezw. Stimme ausgestattet. An den Geruchsinn knüpft sie namentlich bei Säugetieren und bei manchen Insekten an. In allen Fällen, wo der Gesichtssinn bei der Trennung der Arten in Tätigkeit trat, ist die Unterscheidung der Arten für uns natürlich besonders leicht. Wo dagegen der Geruchssinn eine Rolle spielte, kann die Unterscheidung der Arten für uns äußerst schwierig sein, wenn nicht die verschiedene Lebensweise selbst eine bedeutende Abweichung in Farbe oder Form erforderte.

An die Befruchtungskörper knüpfte die physiologische Zuchtwahl namentlich in denjenigen Fällen an, wo, wie bei den Fröschen und Fischen, keine innere Befruchtung stattfindet. —

Die hier gegebene Ergänzung der Selektionstheorie habe ich schon vor 16 Jahren klarzulegen gesucht[1]). Ich habe damals auch gezeigt, wie der Gedanke einer physiologischen Zuchtwahl allmählich auftrat, wie erst die psychische Seite und dann erst die germinative Seite zur Erklärung der Entstehung guter Arten herangezogen wurde. Auf die mechanische Seite, die hier eingehend behandelt ist, wurde erst viel später ausdrücklich aufmerksam gemacht[2]). Die mechanische Seite liegt wohl in keiner Tiergruppe so klar zutage, wie eben bei den Spinnen und deshalb hat die Form der Kopulationsorgane hier seit lange schon als bestes Merkmal zur Unterscheidung nahe verwandter Arten gedient. Auf die zeitliche Schranke, d. h. auf das Reifen der Tiere zu verschiedener Jahreszeit, ist in dem hier gegebenen Sinne erst in neuester Zeit aufmerksam gemacht worden[3]).

Auf einen Punkt möchte ich noch besonders hinweisen, da ich in diesem Punkte nicht verstanden worden bin[4]). Ich habe nie

---

1) Zoolog. Anzeiger Bd. 12, 1889, p. 262 ff.

2) Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1901, p. 265.

3) J. T. Gulik, Evolution etc. Washington 1905.

4) Von L. Plate nämlich (Arch. f. Rassen- und Gesellschaftsbiologie, Bd. 1, p. 431). Obgleich ich in einem Aufsatz ausdrücklich hervorgehoben hatte (l. c. p. 429), „die sogen. physiologische Zuchtwahl, wenn man diesen Begriff nicht im engeren Romanes'schen Sinne nimmt, sondern im weitesten Sinne" und obgleich ich ausdrücklich auf meine Arbeit und nicht auf die Romanes'sche verwies, spricht Plate in der Entgegnung gegen mich nur von der „physiologischen Zuchtwahl von Romanes". Ich stelle das hier nur als Tatsache fest. Das Weitere wird sich jeder selbst sagen können. Es fragt sich auch, warum mich Plate in seiner Zeitschrift nicht wieder zu Worte kommen ließ. Ich meine, eine Zeitschrift, wie die seine, hätte ihren Zweck verfehlt, wenn sie keinen freien Mei-

behauptet, dass die physiologische Eigenschaft der Sterilität primär, die morphologische Divergenz sekundär entstehe. Beide traten, wie aus meinen früheren und aus den hier gegebenen Darlegungen klar hervorgeht, gleichzeitig als Variationen auf.

Ist meine hier entwickelte Darlegung richtig, so konnte eine Art sich an einem Orte nur dann in zwei gute Arten spalten, wenn die Stammart sich zweigeschlechtig fortpflanzte. In der Tat scheinen alle Erfahrungstatsachen auf die Richtigkeit dieser Annahme hinzuweisen. In allen Organismengruppen nämlich, in denen die Vermehrung durch Sprossung oder durch Teilung stark in den Vordergrund tritt, lassen sich die Formen nur schwierig oder gar nicht an der Hand scharfer Merkmale voneinander abgrenzen. Ich verweise besonders auf die Arbeiten über Korallen[1]), Schwämme und Protozoen, ganz besonders aber auch auf einen Aufsatz von L. Döderlein „Über die Beziehungen nahe verwandter Tierformen zueinander“[2]). Natürlich kommen auch in den nur zweigeschlechtlich sich fortpflanzenden Organismenreihen und zwar fast in allen Familien Gruppen von Formen vor, die nicht scharf voneinander geschieden werden können. Als Beispiel dieser Art nenne ich aus der Familie der Lycosiden die mit der *Lycosa pullata*-Gruppe nahe verwandte *Lycosa-monticola*-Gruppe. In diesem wie in allen ähnlichen Fällen handelt es sich offenbar um Arten, die gerade jetzt in der Entstehung begriffen sind. Solche Gruppen bilden in der Ordnung der Araneen die Ausnahme von der Regel. —

Es liegt nahe, dass Forscher, die auf Gebieten, auf denen man scharfe Artabgrenzungen nicht kennt, tätig sind, glauben, es gebe überhaupt keine guten Arten und dass andererseits Forscher, die auf Gebieten mit ausschließlich guten Arten arbeiten, es nicht verstehen können, dass es in anderen Tiergruppen anders sein solle. Jeder Forscher, der in deszendenztheoretischen Fragen ein richtiges Urteil gewinnen will, sollte auf beiderlei Gebieten tätig sein. Am

---

nungsaustausch in schwierigen theoretischen Fragen zulässt. Dass schwierige theoretische Fragen, wie sie in meinem Aufsatz berührt wurden, durch eine einmalige Äußerung für und eine einmalige Äußerung gegen nicht erledigt werden können, liegt auf der Hand. Plate hält allerdings die Frage der Artbildung für weniger schwierig als ich. Er meint, dass sie durch „die Prinzipien der geographischen, biologischen und sexuellen Isolation“ gelöst sei. Für mich ist, wie ich hier gezeigt habe, die sexuelle Isolation eine Tatsache, die erst theoretisch erklärt werden muss. Wo für Plate das Problem gelöst ist, fängt es für mich erst an. Soviel geht jedenfalls mit Sicherheit aus der Plateschen Erwiderung hervor, dass ich recht habe, wenn ich die hier vorliegende Frage für zu schwierig halte, als dass sie in der Schule behandelt werden könnte.

1) Ich selbst konnte mich von dieser Tatsache überzeugen, als ich versuchte, die sämtlichen im Bismarck-Archipel vorkommenden Riffkorallenarten zusammenzubringen und heimzuschicken.

2) Zeitschr. f. Morphologie und Anthropologie Bd. 4, 1902, p. 394ff.

schärfsten sind die Arten in denjenigen Gruppen mit zweigeschlechtlicher Fortpflanzung voneinander abgegrenzt, in denen durch die große Beweglichkeit der Individuen jederzeit eine Vermischung der Formen eintreten kann. Es ist das eine Gesetzmäßigkeit, auf welche zuerst Döderlein hingewiesen hat. In solchen Gruppen kommt natürlich die physiologische Zuchtwahl im ausgedehnten Maße zur Geltung.

Ganz kurz möchte ich noch auf eine Kehrseite der hier angestellten Betrachtung hinweisen. Wenn es richtig ist, dass die Natur zur vollkommenen Anpassung der Formen an bestimmte Lebensbedingungen der geschlechtlichen Fortpflanzung bedurfte, wenn es ferner richtig ist, dass die vollkommene Ausnützung alles dessen, was auf der Erde ein Leben unterhalten kann, nur durch eine weitgehende Spezialanpassung möglich ist, so wird man zu der Ansicht gedrängt, dass durch die Überproduktion der Organismen und den aus dieser Überproduktion sich ergebenden Kampf ums Dasein auch die geschlechtliche Fortpflanzung geschaffen ist. Mit anderen Worten, die geschlechtliche Fortpflanzung entstand im Kampf ums Dasein, weil durch sie die Arten sich leichter voneinander spalten und deshalb schneller anpassen konnten. Diese Erklärung der Entstehung des Geschlechtslebens scheint mir von allen bis jetzt aufgestellten Theorien am meisten unserem Kausalbedürfnis zu entsprechen. Ich werde vielleicht an anderer Stelle eingehender auf dieselbe zurückkommen.

Die Erhaltung günstiger Varianten.

Eine Entgegnung auf den Aufsatz von Kranichfeld.

Von R. Kossmann, Berlin.

Mein verehrter Freund Kranichfeld hat Nr. 20 dieses Blattes seinen ablehnenden Standpunkt gegenüber der Selektionstheorie durch eine Erörterung der Wahrscheinlichkeit der Erhaltung günstiger Varianten begründet. Es hat mich sehr gefreut, wie entschieden und überzeugend er den Einwand G. Wolff's gegen die Selektionstheorie zurückgewiesen hat. Nun möge er mir aber verzeihen, wenn ich versuche, auch den seinigen zu entkräften!

Dieser besteht in der These, dass „die Zahl der Nichtvarianten . . . diesen die unbedingte Überlegenheit über die einzelnen Varianten gibt".

Ich halte die These für irrig.

Kranichfeld geht in dem Beispiele von dem Störei, durch das er seinen Gedanken erläutern will, von der Annahme aus, in einem Störsatz von 2000000 Eiern befinde sich ein Ei, das gegen eine bestimmte klimatische Gefahr, die bis dahin 5% der Brut ver-

nichtete, durch eine komplizierte Einrichtung geschützt sei. Das ist eine sehr willkürlich ausgewählte Annahme. Wenn jene klimatische Gefahr — nehmen wir an, eine 5 Tage währende Austrocknung oder Abkühlung auf minus 2° oder dgl. — nur 5% der Eier des Satzes vernichtet, dann sind doch wohl höchstwahrscheinlich die übrigen 95% des Satzes ebenfalls gegen diese Gefahr geschützt gewesen. Dass in solchem Falle das eine Kranichfeld'sche Ei keine besonders günstigen Chancen hat, zumal, wenn es seinen Schutz einer besonders komplizierten Einrichtung verdankt, liegt wohl auf der Hand. Ohne diese Besonderheit gehört es schlechthin zu den 95% Nachkommen, von denen der Wahrscheinlichkeit nach noch 93% durch andere Gefahren vor der Fortpflanzung vernichtet werden. Mit einer komplizierten Einrichtung, durch die es sich von allen Geschwistern unterscheidet, ist es ein Monstrum, und fast immer wird der Vorteil, den eine Monstrosität in gewisser Richtung allenfalls bieten kann, durch erhebliche Mängel in der Harmonie der Organisation mehr als ausgeglichen. Bei der künstlichen Züchtung kann der Mensch gelegentlich die hierdurch bedingten größeren Gefahren ausschalten und aus einem so aberranten Individuum eine Varietät züchten; in der Natur sind die Chancen dafür aber außerordentlich gering.

Diese Überlegung ist nun nicht etwas Neues, sondern Darwin selbst hat schon in seinem ersten Werke geschrieben:

„He (man) often begins his selection by some half-monstrous form; or at least by some modification prominent enough to catch the eye ... Under nature, the slightest differences of structure or constitution may well turn the nicely-balanced scale in the struggle for life and so be preserved."

Auf Deutsch: Der Mensch beginnt mit seiner Zuchtwahl oft bei einer halbmonströsen Form; oder wenigstens bei einer Abweichung, die auffällig genug ist, das Auge auf sich zu ziehn ... Bei dem natürlichen Verlauf dagegen können die geringfügigsten Unterschiede im Bau und in der Körperbeschaffenheit sehr wohl die genau im Gleichgewicht schwebende Wagschale im Kampfe ums Dasein zum Ausschlagen bringen und so am Leben erhalten werden."

Der wirkliche Selektionstheoretiker — und diesen will doch Kranichfeld widerlegen, nicht aber eine kleine Gruppe von Pseudo-Darwinisten — rechnet also mit den minimalen Verschiedenheiten, die sich zwischen allen Gliedern einer Generation finden. Nehmen wir demnach, um uns Kranichfeld möglichst anzupassen, irgend eine im Wasser lebende Tierart — es braucht nicht gerade der Stör zu sein — an, die 2000000 Eier ablegt, und unterstellen wir weiter, dass diese Eier eine Trockenlegung durchschnittlich 5 Tage lang ertragen, ohne ihre Entwickelungsfähigkeit einzubüßen, so ist

das erfahrungsmäßig nie so zu verstehen, als wären sich 1999999 Eier in dieser Hinsicht völlig gleich, eins dagegen weiche darin völlig ab und hielte z. B. eine Trockenlegung von 10 Tagen aus. Vielmehr würde uns die Erfahrung lehren, dass etwa 80000 Eier 4 Tage 12—13 Stunden, 80000 Eier 4 Tage 13—14 Stunden, 80000 Eier 4 Tage 14—15 Stunden u. s. f., schließlich 80000 Eier 5 Tage 12 Stunden Trockenliegen aushalten. Handelt es sich bei dieser Eigenschaft überhaupt um einen Vorteil, d. h. kommen solche Schwankungen des Wasserspiegels, bei denen die abgelegten Eier ins Trockne geraten, in einem größeren Verbreitungsgebiet jener Tierart häufiger vor, so werden notwendigerweise die gegen Trockenheit empfindlicheren Eier häufiger zugrunde gehen, als die minder empfindlichen. Das dafür maßgebende Zahlenverhältnis hängt von der jeweiligen Dauer der Trockenlegung ab. Beträgt sie z. B. 4 Tage 17 Stunden, so gehen 400000 Eier durch Austrocknung verloren, während 1600000 erhalten bleiben. Unter diesen und den daraus entwickelten Tieren räumen nun die mancherlei anderen Gefahren auf. Da aber nur noch 520000 mit unterdurchschnittlicher, 80000 mit durchschnittlicher, dagegen 1000000 mit überdurchschnittlicher Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung vorhanden sind, so ist es erheblich wahrscheinlicher, dass schließlich Individuen mit überdurchschnittlicher Widerstandsfähigkeit zur Fortpflanzung erhalten bleiben und ihren Vorzug vererben. Kommt es aber vollends je einmal zu einer Trockenlegung von über 5 Tagen Dauer, dann bleiben sogar sicher nur Individuen von überdurchschnittlicher Widerstandsfähigkeit erhalten[1]).

Diese Überlegung gilt aber keineswegs nur für Eigenschaften, deren Wert sich in einer sehr frühen Entwickelungsphase geltend macht, sondern wir können sie ebensowohl für eine solche durchführen, die sich erst beim Fortpflanzungsgeschäft selbst bewährt. Nehmen wir z. B. an, es sei bei einer Tierart, bei der sich das Weibchen dem Männchen möglichst entzieht, das Geruchsvermögen, mittels dessen dieses das Weibchen wittert, durchschnittlich für 100 m Entfernung ausreichend! Dann sind erfahrungsmäßig nicht 99 männliche Geschwister mit genau diesem normalen Geruchssinn und das hundertste mit einer „komplizierten Einrichtung", die das Geruchsvermögen etwa verdoppelt, versehen, sondern dieses steigert sich bei den 100 Männchen etwa von 95—105 m (unter gleichen Windverhältnissen), so dass 10 Individuen auf 95—96 m, 10 von 96—97 m u. s. f. das Weibchen wittern. Haben nun schon vor Eintritt der Brunst andere Gefahren 50 der Männchen fortgerafft,

1) Statt der geradlinigen Progression in dem obigen Beispiel können wir natürlich auch irgend eine Kurve, z. B. 20000, 30000, 40000 u. s. w. bis 120000, 140000, 160000, 190000 u. s. w. zurück bis 20000 annehmen, ohne prinzipiell das Ergebnis zu ändern.

so ist es doch wahrscheinlich, und bei sehr großen Vielfachen obiger Zahlen sogar sicher, dass unter den übrig gebliebenen gerade soviel Individuen das überdurchschnittliche, als das unterdurchschnittliche Geruchsvermögen besitzen. Unter ihnen aber haben dann eben doch die mit dem überdurchschnittlichen Geruchsvermögen weit größere Chancen, tatsächlich zur Fortpflanzung und damit zur Vererbung ihres Vorzugs zu gelangen.

Nur wenn der Vorzug von einem Nachteil in anderer Hinsicht untrennbar begleitet wird, modifiziert sich das Dargelegte, und dann wird niemand bezweifeln, dass der Vorzug für die Auslese bedeutungslos bleiben kann.

A Functional view of Development.[1])

Everything in nature tends towards a state of equilibrium which is peculiar to itself.

The questions of preformation and epigenesis are the first to attract the attention of the student of biology and I believe that many students have felt as I have when I say; that the speculative zoologists have gone further in their speculation on germ plasm structure than can possibly be allowed from a scientific point of view. I further believe that many of our speculative zoologists often have forgotten the general tendencies indicated in all growing organism as well as the important factors of physiology and the effect of the external stimuli. And, therefore do the most of our theories and hypothesis laeve to the logician's „Residue" a larger number of facts than bear up their hypothesis or the continually beg the question till they become „Reductio ad absurdum".

It is not my object here to take up a discussion of the technicalities of development but merely to indicate what seem to me to be the general tendencies in every developing organism and to show that every developing organism tends toward an equilibrium peculiar to itself and possesses in some degree the power to restore any disturbance in this harmony.

The first question which attracts the student's attention in studying the development of organism is the immense potentialities of the egg and soon he learns that the size of the egg and the size of the organism to which it gives rise have no relations to each other. Very often the smaller organism may arise from the larger egg and vice versa.

He next asks himself the question what part of the germ cell is actually concerned in the formation of the new organism and he finds the cytologist's answer that the nucleus is the important part and the chromosomes are the bearer of Heredity. He may

1) A paper read before the Zoological Club of Ohio State University.

then ask how does the number and size of these correspond to the size of the developing organism and he receives a similar answer as before. He finds that the smaller individual often develops from an egg possessing the greater number and the largest chromosomes and then he is at ses. He may ask further in what lies the power of the egg to develop a certain kind and size of organism similar to that of the parent. They all possess the power of multiplication and therefore of nutrition and growth and the larger perhaps will develop into a microscopic organism and the smaller into one of our larger quadrupeds. He then begins to study about Determinants, Ids, and biophores, etc. So he leaves all these structural theories and tries to find some general tendencies whose underlying causes may be hidden but its phenomena show themselves at every instance. The suggestion of certain causes here and there may creep out, but he has already learned that all previous theorizing has sooner or later fallen as the science of biology has advanced.

He finds that the natural is more and more substituted for the supernatural, that the problem of life belongs perhaps to a science of which our physical sciences of to-day know but little. He has seen that out of the isolated science of Physics, Chemistry, Anatomy, Physiology and Paleontology one great science has arisen, i. e., the science of Biology; but still the problem of life seems as far away as ever. As soon as some barriers have been torn down new ones arise. He finds that with our present knowledge we can expect no real explanation of the phenomena of development. But with his previous knowledge he cannot help but ask himself, does a certain structure or combination always imply a certain function? and he draws analogous illustrations from his chemistry. His attention is first called to the fact that a small change of structure may cause a great change in the nature of the substance. He knows that the oxygen molecule consists of two atoms and that of ozone of three and still how great a difference there is between these two substances, in the effect on other substances, i. e., in their potential energy. But still the same structure has the same function so even here he cannot have an analogous illustration of the potentialities of his various kinds of eggs. But when he takes an illustration from physical chemistry he finds the same substances have various physical states. He knows his hydrogen chloride dissolved in chloroform or benzine has no trace of acid properties and if dissolved in water is one of the strongest acids known. Thus he finds at least a ground to stand upon, and satisfies himseld that he has at least analogous cases in chemistry.

He has already learned from his study of physiology that the structure of all living substances are constantly changing; where the process of metabolism is going on we find always the two processes, i. e., that of anabolism and of katabolism taking place. Thus he finds that which peculiarizes a certain tissue is its func-

tional activity, i. e., the ability to form a protoplasm structure similar to that which has been broken down by the katabolic action or it differentiates it to form, at last, an organism similar to that of the parent.

With this as a basis I shall endeavor to show that the theory of the structure of germ-plasm by our highly esteemed zoologist, Weismann, is unnecessary and when brought out in details is quite absurd, and that we have no right to claim that the egg is some kind of a microcosm of the ontogeny and a shortened recapitulation of the phylogeny of the organism into which it develops. I shall endeavor to show that from the facts known we have no reason to believe the embryo is predelineated nor even singly predetermined but all we can say is that the egg possesses the ability of forming the proper relations in the first cleavage so that the development, if undisturbed, may go toward establishing what I have called the equilibrium of the species, and that this equilibrium is peculiar to each species and even if disturbed it tends towards re-establishing it. But let us first try to define equilibrium used in this way.

The equilibrium of the species is that which determines the developing organism to grow into an organism much like that of the parents. It is the result of the relations in the egg, blastomere, etc., and this depends primarily on its inherited functonol ability; secondarily, on proper environment and proper nutrition. The fertilization of the egg disturbs this equilibrium within the egg and causes the cleavages, and this process goes on, establishing proper relations between the cells resulting in the production of the adult organism. Among the cells of the body it is caused by nutrition and the factors in the environment, as I will show later. It must be clear to every student of the phenomena of development that physiological relations are not broken by cell division, as I will also show later; that in many forms their position alone determines their destination; and that the prime factor of the nervous system is to establish these relations in the more highly organized animals.

The relations are the physiological interactions among the cells, or among the parts of the cell; in fact the latter is the all determining factor for establishing the relations between the blastomeres and thus in a progressive manner the organism reaches to a state of equilibrium peculiar to that of the species. That these relations may easily be disturbed and new relations established towards the equilibrium of the species we shall proceed to show, but let it first be kept clear in mind that they are by no means mechanical only, but that every fact of embryology shows them to be of a much deeper nature. The earlier cleavages of the gastropods, polyclades and annelids show wonderful similarity in forming three quartets of micromeres. If the relations were mechanical they should form similar structures in all of these animals but as we know such is not the case. They are peculiar

to each species. That the establishment of the relations among the cells is an adaptation is clearly shown in Prof. Frank R. Lillies lecture on Adaptation in cleavage of the Unio and annelids and among adult organisms it has given rise to the theory of organic evolution.

The relations are easily disturbed by separating the earlier blastomeres or removing parts of the organism and easily inhibited by change in the surroundings in which they develop. But before we proceed to illustrate this let us take one of the more striking cases in recent investigations in Embryology to show that we have no more right to assume that the three quartets above described were preformed in the egg than the lens of the eye is preformed in the epiblast opposite the optic vesicle of the embryo. It has been shown that if the optic vesicle is removed no lens develops and the initiatory step toward the establishing of a lens will take place at any point on the surrounding epiblast with which the optic vesicle comes in contact. Thus we see clearly the optic vesicle is neccessary to establish those relations which later will give rise to others to form that complex organ, the lens of the vertebrate eye, and we have no right to assume that it was preformed in any part of the epiblast without begging the question in explaining the phenomenon on the basis of accessory biophors, etc. And just because the development of an organism proceeds by progressive steps one dependent on the other, instead of preformed in the egg, it becomes unavoidable that the embryology of the organism must be a shortened recapitulation of the phylogeny, it must possess some of the previous relations to establish the new ones. Thus the increase in phylogeny means a new adjustment to form slightly different relations and an elimination of those present so as to form only a few necessary steps of its phylogeny for the development of the new organs. They are the rudiments of its history. Thus, the organization of the egg means only the power to establish proper relations within the blastomeres, as well as between these, of the two-celled stage and these again proceed to establish other relations, etc., until the equilibrium of the species is reached in the full-grown animal; and the argument as you will see is based on the fact that if they are disturbed new relations are developed toward establishing this equilibrium. This unimaginably fine adjustment no physical science has been able to explain and we can only imagine the possibility of it by considering how at present slight variations or mutations arise and how they are adjusted on eliminated by the factors of organic evolution, and by considering the immense elapse of time which lies behind phylogeny as is shown in the history of our globe.

The relations becomes more and more specific as the complexity of the developing organism increases, so that at a later stage no attempt of a small part of an organism, among the higher animals, can establish this equilibrium; it has lost the power of nutrition and growth and therefore it dies. Allow me again to

emphasize that all we can say is that A gives rise B and B to C and the adaptation of A may give rise to a large and a small B.

Neither should we forget that each part becomes differentiated by different kinds of nourishment, and if this is absent it cannot differentiate in a manner natural to its kind in order to develop bone, for ex. The chemical elements present in the bone must be taken in as food.

If the earlier blastomeres are separated the immediately tend to do away with the relations established when they were destined to become merely a part of an organism, and tend toward establishing the relations necessary to produce the equilibrium of the species. This is not alone true of first cleavage, but it has been shown by Watarge that in some forms even one blastomere of the sixteen-cell stage may form a complete larva of but one sixteenth the size of the normal larva and one half blastomere forms a larva of but half the size of the normal one. This illustrates very clearly that outside of those factors already mentioned we have one factor common to all organism, namely that each one possesses only so much growth energy as is necessary to produce a normally developed individual, and as this energy is divided into various parts, we find a corresponding decrease in size of the larva. We should also be aware of the fact that where we have unequal division as to size of the cells, as in the formation of micromeres, we find a corresponding relation in the division of this common factor, growth energy, as has been shown by isolating them and the resulting larvae have been of corresponding size. So we find ad least that the amount of substance present seems to correspond to the amount of growht energy within the species.

If we then take the normal development of one of these forms we find that each blastomere, for ex. forms a definite part of the embryo as the study of cell linages has brought out very distinctly, but if they are separated each one will form a dwarf larva. Therefore in such a case, we can no more say that the egg is a microcosm of the adult than to take Darwin's illustration, where he shows that the humble-bees are indispensible to the pollination of the heartsease (*Viola tricolar*) and the red clover (*Trifolium repens*), as no other bees can reach the nectar of these flowers. So if the humble bee became extinct or very rare in England the heartsease and the red clover would become rare or wholly disappear. The number of humble bees depends on the number of field mice which destroys their comb and nests and the number of mice depends on the number of cats to destroy the mice, and still more we could add Prof. Huxley's sarcastic remark that the number of cats depend on the number of old maids and thus to a great extent the welfare of the English people depend on the number of old maids found in England. This is the conclusion drawn by studying a series of relations but no one would dare to say that in the cats we must have some kind of a microcosm of the clover and heartsease, although the number of these are

dependent on the number of cats. The parts of the organism are what they are because of their relation of other parts in their common object to establish the equilibrium of the species.

No more can we say it lies within the structure of the chromosomes because our most careful plant and animal cytologists have shown that in the cleavage division part of the chromation substance in often lost. All we can say is that the egg possesses the vital growth energy as a common factor and an organization which enables it to start progressive relations towards the development of the adult form, in establishing this equilibrium.

Let us first apply this to individual cells and later to the embryology to see whether experimental methods have approved of the above hypothesis or whether we have to assume a structural basis of heredity.

From this view of development the multiplication, the asexual reproduction, among the protozoa, to be understood only in a general way, is due to the fact that the process of growth has caused a state of equilibrium within the cell and by divison it is restored.

We know already from experiments that non-nucleated fragments of a cell may be fertilized by a sperm, and that an egg may be stimulated to develop by artificial means, in both cases a perfect larva results but of only half the size of the normal one. These experiments show that no fusion of two muclei are necessary to start embryologic development, but that it takes a stimulus of some kind to start it to activity and cause a flowing of the cytoplasm which results in a state of inequilibrium whereby cell division is brought about. We will now see whether we have any direct evidence that such a relation exists between the parts of the egg, and we could choose no better illustration for this than Boveri's remarkable experiments on dispermic, double fertilized eggs from which he concludes that it is not only the number of chromosomes which is the important factor but the organization the functional capacity of these are of absolute importance for normal development. That the relations are disturbed when even only a part of the cytoplasm is removed from the egg has been shown by Prof. E. B. Wilson, Driesch and Morgan especially on the eggs of the ctenophores so as to give rise to a defected larva but nevertheless it tends to establish the equilibrium by healing the wound. This shows that the removal of the cytoplasm from one side of the egg disturbs the development of the cells which arise from that side but it must here be emphasized that no attempt has been made to dispute that we can trace the various parts of the larva back to certain blastomeres as has been shown in numerous forms only that it is not predetermined except by its relations to other parts. Another beautiful illustration of the fine adjustment within the egg is shown by the alternating dexio — and laeo — tropic position of the spindle as shown in many eggs of determinate cleavage.

I will take one more illustration of the relations of the parts of the egg as shown by Sutton and Montgomery's paper on the individuality of chrosmosomes, where the chrosmosomes are of different sizes they always found them in pairs of similar size. These cases I believe will indicate what organization of the egg means from the view of development given above and as it has already been defined. (Schluss folgt.)

Notizen zur Biologie von Convoluta roscoffensis Graff.

Von Dr. Hermann Führer, Wien.

Convoluta roscoffensis Graff ist ein mehrere Millimeter langer, durch symbiotisch oder parasitisch in seinem Parenchyn lebende Algen grasgrün gefärbter Strudelwurm (*Turbellaria*, *Acoela*). Die Tiere kommen an der französischen und englischen Küste des Kanals La Manche vor und leben in Kolonien zusammen in einer Zone, welche zur Flutzeit unter Wasser ist. Ein bis zwei Stunden nach Einsetzen der Ebbe kriechen sie an die Oberfläche des sie beherbergenden Sandes und bedecken namentlich bei sonnigem Wetter oft große Flächen mit einem grünen Überzug.

Convoluta roscoffensis ist, wie die meisten Turbellarien, an ihrer Körperoberfläche mit zahlreichen Wimpern besetzt. In ihrem Kopfende befindet sich ein Hirn, von dem ausgehend mehrere Längsnervenpaare den Körper durchziehen. Im Vorderende ist außerdem eine Statocyste genannte Kalkkonkretion, welche als Sinnesorgan angesehen wird und nach Delage (1) der Orientierung bei der Fortbewegung dient.

Biologisch interessant sind die Tiere einmal durch ihre hervorragenden, von Geddes (2), von Graff und Haberlandt (3) und Gamble und Keeble (4) studierten Taxen (Tropismen) und dann durch ihre bedeutende Resistenz gegenüber Schwankungen des osmotischen Druckes.

Bringt man Convoluten in ein Glas mit Seewasser, so sammeln sie sich zunächst am Grunde des Gefäßes, kriechen nach einiger Zeit nach der dem Lichte zugekehrten Seite desselben (Phototaxis) und dann an der Seitenwand des Glases in die Höhe (negative Geotaxis). Erschüttert man jetzt das Gefäß, so lassen sich die Tiere zu Boden sinken (positive Geotaxis), um bald wieder von neuem in die Höhe zu kriechen.

Phototaxis und negative Geotaxis treten beim normalen Tiere gleichzeitig in Erscheinung. Ich fand, dass sich die eine oder andere Funktion experimentell ausschalten lässt. Bringt man Convoluten in eine Mischung von 30 Teilen Seewasser mit 70 Teilen Regenwasser, so sieht man durch längere Zeit hindurch makroskopisch keine Veränderung an ihnen. Die Tiere bewegen sich normal am

Grunde des Gefäßes und orientieren sich auch nach wie vor nach dem Lichte, aber sie haben ihre negative Geotaxis verloren, sie kriechen nicht mehr an der Glaswand in die Höhe.

Nach Gamble und Keeble ist die negative Geotaxis an das Vorhandensein der Statocyste gebunden. Tiere ohne solche kriechen nicht in die Höhe. Ein Verschwinden der Statocyste bei meinen Convoluten konnte ich nie beobachten. Immerhin ist eine Schädigung der feineren Struktur dieses kalkreichen Organes beim Verbringen der Tiere in das mit dem kalkfreien Regenwasser verdünnte Seewasser sehr wahrscheinlich.

Anders als hier verhalten sich Convoluten, welche man in eine Lösung von 1,5 g absolutem Alkohol in 100 ccm Seewasser verbringt. Da beobachtet man, dass dieselben nach einiger Zeit vollständig ihre Phototaxis eingebüßt haben, dass sie aber noch immer an der Gefäßwand in die Höhe kriechen, nur eben nicht allein an der dem Lichte zugekehrten Seite, sondern rings herum am Glase[1]).

Die Tiere, welche in das verdünnte Seewasser verbracht waren, wurden in ihren mineralischen Bestandteilen geschädigt; damit steht im Zusammenhang das Verschwinden der negativen Geotaxis, beruhend auf dem Ausfall der Tätigkeit der Statocyste, eines Sinnesorganes, dessen normales Funktionieren wahrscheinlich an einen bestimmten Kalkgehalt gebunden ist.

Anderseits weist die Tatsache, dass die Phototaxis in dem verdünnten Seewasser nicht aufgehoben, dass sie hingegen durch die Alkohollösung eliminiert wurde, darauf hin, dass der Sitz dieser Funktion bei *Convoluta roscoff.* das Nervensystem ist[2]).

Obenerwähnte Mischung von 30 Teilen Seewasser mit 70 Teilen Regenwasser stellt schon eine sehr bedeutende Verdünnung des Seewassers dar; von einem ursprünglichen Salzgehalte von 3,6 % auf einen solchen von 1,08 %. In dieser Mischung bleiben die Tiere mehrere Tage am Leben. Doch die Algen in ihrem Parenchym zeigen bald eine ganz unregelmäßige Verteilung und werden auch z. T. aus dem Körper ausgestoßen, so dass einzelne Tiere oft kaum mehr grün erscheinen. Verbringt man die Convoluten aber erst in Lösungen, die auf 100 Teile 50, dann 40, dann 35 Teile Seewasser enthalten, so kann man sie in acht bis zehn Tagen derartig anpassen, dass sie in der Mischung 30 + 70 noch negative Geotaxis zeigen.

---

1) Hier sei die Beobachtung von J. Loeb (5) erwähnt, dass gewisse Crustaceen, welche normal negativ phototaktisch sind, durch Alkohol (auch durch Äther, Chloroform, Säuren) positiv phototaktisch werden.

2) Das Nervensystem ist durch seine Lipoidhülle (Cholesterin, Lecithin) gegen osmotische Druckdifferenzen geschützt, nicht aber gegen das Eindringen fettlösender Substanzen (Alkohole, Äther).

Mischungen von gleichen Teilen Seewasser und Regenwasser, und auch solche von 40 Teilen Seewasser und 60 Teilen Regenwasser ertragen die Tiere ohne weiteres.

Mischungen, welche 20—25 Teile Seewasser auf 100 Teile enthalten, sind die äußersten Verdünnungen, in denen die Tiere, noch einige Stunden am Leben bleiben. Genannte Verdünnungen enthalten 0,72 – 0,9 % Salze. Diese Tatsache gewinnt vielleicht an Interesse, wenn man daneben stellt, dass nach einer Überlegung von Quinton (6) in dieser Höhe der Salzgehalt der primitiven Ozeane gewesen sein dürfte, und dass, vielleicht hiermit in Zusammenhang, das Blutserum der höheren Wirbeltiere heute noch diesen Salzgehalt besitzt.

In Verdünnungen, welche nur 10—15 % Seewasser enthalten, hört bald jede Bewegung der hierein verbrachten Convoluten auf; sie werden undurchsichtig und zeigen rapiden Zerfall. Bei diesem raschen Absterben der Tiere macht sich — am stärksten, wenn man sie direkt mit Süßwasser übergießt — ein penetranter Geruch bemerkbar, welcher an Phosphorwasserstoff, aber durchaus nicht, wie in der Literatur angegeben, an Trimethylamin erinnert und vielleicht durch eine flüchtige, organische Schwefelverbindung bedingt ist. Da der Geruch nach Phosphorwasserstoff nur im Momente des Absterbens bei den Tieren zu beobachten ist, kann er als Schutzmittel kaum in Betracht kommen.

Ebenso restistent wie gegen eine Verminderung des osmotischen Druckes ist *Convoluta roscoff.* auch gegen eine Steigerung desselben, so dass die Tiere fast vollständiges Eintrocknen in Seewasser überstehen können.

Literatur.

1. Delage, Y. Sur une fonction nouvelle des Otocystes comme organes d'orientation locomotrice. Arch. Zool. exp. 2 sér. T. V. Paris 1887.
2. Geddes, P. Observation on the Physiology and Histology of *Convoluta Schultzii.* Proced. R. Soc., London 1879, S. 449—457.
3. von Graff: *Turbellaria acoela.* Leipzig 1891.
4. Gamble, F. W. & Keeble, Fr. Bionomics of *Convoluta roscoffensis.* Quart. Journ. of microscop. science. T. 47, London 1903. S. 363—431.
5. Loeb, J. The Control of heliotropic reactions in fresh water crustaceans by chemicals, especially CO_2. University of California Publications, Physiology. vol. II, 1904. S. 1.
6. Quinton, R. L'eau de mer milieu organique. Paris 1904. S. 446.

Roscoff, Laboratoire zoologique. August 1905.

Ricerche sperimentali sul modo di riprodursi dell' Artemia salina Lin. di Cagliari.

Del Dott. Cesare Artom,
assistente presso l'Istituto di Zoologia e di Anatomia comparata della Regia Università di Cagliari.

La partenogenesi dell'Artemia salina fu dimostrata sperimentalmente dal Siebold nel 1873 su materiale proveniente da

Capodistria presso Trieste. Siebold dimostrò inoltre che le due qualità di uova che producono le Artemie, le uova subitanee, e le uova durature, sono partenogenetiche (6).

Il riprodursi per mezzo di embrioni (o uova subitanee che si sviluppano entro il sacco ovarico) e per mezzo di uova durature (che vengono deposte), è un fatto comune a tutte le Artemie, sia a quelle d'America (lago di Utah) (4), sia a quelle di Europa, sia a quelle dell' Asia (Molla Kary) (3).

Tale fenomeno della viviparità e dell'oviparità non avviene però per tutte le Artemie delle varie località nella medesima epoca.

Cosi per esempio l'Artemia salina di Cagliari è esclusivamente vivipara durante l'inverno e parte della primavera (1), mentre l'Artemia di Marsiglia, di Capodistria, a quel che appare dai dati di Joly (2) e di Siebold (6), è durante le predette stagioni esclusivamente ovipara.

Ma un' altra profonda differenza distingue le Artemie di Lymington (Inghilterra), di Odessa, del lago salato di Utah (America) e infine di Cagliari (per tacere di altre località), dalle Artemie di Marsiglia, di Capodistria, di Margherita di Savoia (Puglie)[1]), di Molla Kary (Mar Caspio) e di altri luoghi ancora. Nelle prime i maschi sono sempre presenti e più o meno abbondanti, nelle seconde invece qualche rara volta si trovò un maschio o due su ogni migliaio di femmine; quasi sempre non se ne trovò neppure uno solo quantunque venissero esaminate migliaia di esemplari e in epoche diverse.

In Cagliari i maschi d'Artemia sono abbondantissimi durante tutto l'anno e a qualunque salsedine, spesso persino prevalenti in numero sulle femmine.

La seguente statistica su un totale di circa 3600 individui venne fatta allo scopo di constatare se la salsedine e la stagione e sercitassero un influenza sia sul numero dei maschi, sia sul numero degli accoppiamenti. Di questi non si è tenuto calcolo per le salsedini di 11°, di 19°, di 21°, di 27° B, perchè al momento dell' esame erano già trascorsi cinque mesi da che detto materiale era stato raccolto e messo in alcool, cosi che parecchi maschi al momento della cattura, forse avvinghiati alle femmine, non erano più a queste uniti al momento dell' esame.

Attendibili invece debbono ritenersi i risultati riguardo al numero

---

1) Sento il dovere di esprimere la mia viva riconoscenza al direttore delle saline di Cagliari, un appassionato e distinto naturalista l'Ingegnere G. Granata, per avermi reso facile in tutti i modi lo studio dell'Artemia salina di Cagliari e per essersi adoperato con squisita e premurosa gentilezza a farmi avere in Cagliari un copiosissimo materiale di Artemie di Margherita di Savoia. Al distinto personale di queste saline esprimo pure i miei vivi ringraziamenti per la solerte diligenza colla quale raccolsero, prepararono e mi inviarono in Cagliari detto materiale.

delle coppie per le altre concentrazioni, avendo avuto cura di esaminare il materiale il giorno stesso in cui era stato raccolto.

Non si è poi tenuto calcolo nella seguente tabella delle Artemie delle acque poco concentrate, perchè, non essendosene potuto raccogliere che in quantità assai limitata, non si poteva su questo fare una statistica con un grado sufficientemente elevato di attendibilità, come invece si è potuto fare per le Artemie raccolte in grande quantità nelle forti concentrazioni.

I numeri in capo della tabella indicano i gradi di salsedine all' areometro Beaumé delle acque in cui venne raccolto il materiale. Al disotto di questi numeri sono posti tutti i dati relativi a ciascuna salsedine.

Nella prima parte della tabella sono riferiti i dati assoluti.

Nella seconda parte i dati sono resi comparabili tra loro essendo tutti relativi ad una quantità fissa (100 individui).

Indicazioni su di un totale di 3584 individui			Salsedine espressa in Gradi B. 11°	19°	21°	27°	16°	18°	20°	22°	25°
			Data della raccolta del materiale: 20 Giugno 1904	20 Giugno 1904	22 Maggio 1904	24 Maggio 1904	24 Marzo 1905	24 Marzo 1905	9 Febbio 1905	6 Apr'le 1905	19 Aprile 1905
Numero	dei maschi		184	424	230	150	137	350	118	100	170
	delle femmine		211	151	142	143	163	285	175	120	330
	totale degli individui esaminati		395	575	372	293	300	635	293	220	500
	delle coppie						82	200	100	50	60
Su 100 esemplari vi sono	accoppiati	Maschi					27	32	34	23	12
		Femmine					27	32	34	23	12
	Non accoppiati	Maschi					19	23	6	23	22
		Femmine					27	13	26	31	54
	quindi complessivamente	Maschi	47	74	62	51	46	55	40	46	34
		Femmine	53	26	38	49	54	45	60	54	66

Risulta dalla precedente tabella:

1°. Che i maschi sono sempre abbondanti, soventi prevalenti sulle femmine.

In linea generale si può ammettere che i maschi di Artemia sono in Cagliari leggermente prevalenti in numero sulle femmine.

Da una media generale infatti sui 3583 individui esaminati, risulta una percentuale di 52 maschi ogni 100 esemplari.

2°. Che la proporzione tra il numero dei maschi e quello delle femmine è tutt'altro che costante.

A 19° B. notiamo infatti un maximum di 74 maschi su 100 esemplari, a 25° un minimum di 34 maschi su 100 esemplari.

Il dire con sicurezza quale sia la causa della prevalenza o della diminuzione dei maschi in confronto delle femmine, non è possibile. La stagione non pare che abbia su ciò alcuna influenza perchè si constata un numero elevato di maschi sia nel mese di Marzo, sia in quello di Giugno.

Quanto alla salsedine si constata, è vero, la percentuale più bassa di maschi (34 maschi su 100 esemplari) ad una concentrazione elevata (25° B.), ma in modo certo non si può affermare che ad una forte concentrazione corrisponda costantemente una diminuzione nel numero dei maschi, perchè a 27° notiamo nella statistica una percentuale abbastanza elevata di maschi (51 su 100).

Ai dati però relativi al materiale raccolto a 27° bisogna dare un grado di attendibilità minore che a tutti gli altri, perchè la elevata concentrazione di 27° fu raggiunta entro una specie di grande pozzanghera in poche settimane causa la forte evaporazione, mentre gradatamente (trattandosi di un vastissimo bacino) e già parecchi mesi prima della raccolta del materiale, era stata raggiunta la salsedine di 25°.

Non è perciò improbabile che la elevata salsedine, se agisce prolungatamente, diminuisca la percentuale dei maschi, il che concorderebbe, come vedremo, colle osservazione dello Schmankewitsch sull'Artemia salina di Odessa.

3°. Che il numero degli accoppiamenti va diminuendo nelle elevate salsedini.

Cosi vediamo nella statistica un maximum di accoppiamenti a 20° (34 su ogni 100 individui) ed un minimum a 25° (12 accoppiamenti ogni 100 individui).

La causa di ciò è dovuta anzitutto al fatto che a 25° troviamo un minor numero di maschi; ed è naturale che ed una forte prevalenza di un sesso sull'altro debba corrispondere un minor numero di accoppiamenti.

In secondo luogo conviene notare che in realtà le elevate concentrazioni non sono favorevoli alla vita e allo sviluppo dell'Artemia, la quale trova le condizioni di vita migliori ad una salsedine che non oltrepassi i 20°. E siccome bisogna ritenere che il numero degli accoppiamenti è tanto maggiore quanto migliori sono le condizioni nelle quali vive l'Artemia, cosi appare evidente che un'elevata salsedine, in cui l'Artemia può vivere, ma non prosperare, non favorisce gli accoppiamenti come invece pare gli favorisca una media salsedine.

Quanto alle altre località, abbiamo già detto che i maschi di Artemia si trovano pure a Lymington ove furono notati e descritti dallo Schlosser sin dal 1755 e così ad Odessa. Ma quivi non pare che sieno così numerosi come in Cagliari e pare inoltre che il loro numero tenda a diminuire nelle elevate concentrazioni. Difatto lo Schmankewitsch (5) p. 469 vi trovò sei maschi su sedici esemplari nella varietà di Artemia che vive nelle basse concentrazioni ed aggiunse di non avere mai trovata una così elevata percentuale di maschi nelle altre varietà di Artemie delle alte concentrazioni, sebbene in una nota a pag. 469 (5) riferisca di avere trovato presso Sebastopoli in acque poco concentrate Artemie di cui la metà erano maschi.

I dati dello Schmankewitsch sono però così incompleti ed anche contradditori, che su essi conviene fare le più ampie riserve; e l'affermazione stessa che l'Artemia di Odessa è partenogenetica per quanto esplicita (4) pag. 110, non pare suffragata da esperienze sufficientemente rigorose.

Quando alle Artemie del lago salato di Utah, non abbiamo dati per giudicare quale proporzione esista tra i maschi e le femmine, ma per quanto si riferisce al loro modo di riprodursi sono da menzionarsi gli esperimenti che il Siebold fece nel 1877 su Artemie nate in Monaco nel suo laboratorio da uova inviategli dal lago di Utah (7). Egli dovette limitarsi a constatare che una di tali Artemie vergini aveva deposto uova durature. Si trattava di osservare se tali uova si sviluppavano. Non mi consta però che sia apparso il seguito delle osservazioni del Siebold.

Risulta adunque che una dimostrazione rigorosa dell' esistenza della partenogenesi nelle Artemie delle località in cui i maschi non sono rari, non è finora stata data. Mi parve dunque interessante ricercare se a Cagliari in cui i maschi sono così abbondanti e le copule così frequenti esistesse realmente la partenogenesi; tanto più poi che si ammette generalmente che tutte le Artemie sieno partenogenetiche.

Il 15 Febbraio 1905 isolai dieci embrioni femmine di Artemia. Tale operazione è resa assai facile per il fatto che un carattere assai appariscente distingue il maschio dalla femmina: cioè il 2° paio di antenne è in esso trasformato in un poderoso organo di prensione, il quale compare assai precocemente: e quindi un occhio esercitato, anche senza lente, è in grado di distinguere tra embrioni di soli quindici giorni di vita, quali sono i maschi e quali le femmine.

L'acquario di vetro in cui tali giovani Artemie furono messe in osservazione, era di forma circolare, del diametro di circa quindici centimetri e della profondità di circa sei. L'acqua vi era alta circa quattro centimetri; con la concentrazione di circa 12° B. ed era

stata preventivamente sottoposta all' ebollizione per 10 minuti, onde escludere in modo assoluto la presenza di spermatozoi vivi o di uova fecondate. Era stata poi convenientemente aerata.

Come alimento per le Artemie fu scelto il somatose, estratto di carne, che per essere facilmente solubile nell' acqua, si presta molto bene per tale genere di esperienze.

Il 15 Marzo cominciarono a scendere le uova dalle ovaie entro l'utero, ed alla fine di Marzo tutte le giovani Artemie vergini avevano l'utero con un certo numero di uova bianchiccie, le quali vi rimasero assolutamente immutate nelle dimensioni e nel colore, fino all'epoca che immediatamente precede l'oviparità.

Le Artemie fecondate invece, che durante tali esperimenti, non trascuravo di osservare, dopo una ventina di giorni da che le uova erano discese dallo ovaie nell' utero, dove erano andate a poco a poco crescendo ed assumendo una colorazione rosea, partorivano in tale periodo continuamente embrioni vivi.

Il 18 Aprile le ghiandole del guscio delle Artemie vergini incominciarono ad imbrunire, e conformemente a quanto giò osservò il Siebold, all' imbrunimento di tali ghiandole, seguì l'imbrunimento delle uova e quindi il fenomeno dell' oviparità.

Il 30 Aprile infatti le Artemie vergini incominciarono a deporre uova brunicce (uova durature) nell' aspetto del tutto identiche a quelle che appunto in tale periodo di tempo vanno deponendo anche le Artemie fecondate.

Le Artemie vergini deposero cosi uova durature sino al 6 Luglio giorno in cui morì l'ultima di tali Artemie. Le prime uova durature deposte dalle Artemie vergini, furono isolate il 5 Maggio. Orbene non una di queste uova deposte prima del 5 Maggio e non una su circa un migliaio di uova non fecondate deposte gradatamente dopo tale giorno da Artemie vergini, si era sviluppata sino al mese di settembre.

Allo scopo di constatare quanto tempo intercede tra la deposizione delle uova brunicce fecondate ed il loro schiudimento, vennero isolate alcune Artemie fecondate con l'utero gonfio di uova bruniccie in un acquario con acqua accuratamente filtrata.

Provenendo dette Artemie da acque a 20° B., l'acqua fu gradatamente diluita sino a 14° allo scopo di offrire alle uova fecondate anche riguardo alla salsedine, condizioni per quanto fosse possibile uguali a quelle offerte alle uova delle Artemie vergini.

Il 30 Maggio le Artemie incominciarono a deporre le uova e seguitarono sino al 10 Giugno, ed il 28 Giugno da queste uova si schiusero i primi embrioni: il 10 luglio la maggior parte di tali uova fecondate erano schiuse.

Riepilogando in base a queste semplici esperienze, noi constatiamo:

1°. Che le Artemie vergini di Cagliari isolate nel Febbraio non hanno dato durante circa cinque mesi di osservazione un solo embrione.

2°. Che tali Artemie vergini hanno ritenuto nel Marzo per 33 giorni immutate nel loro sacco ovarico le uova, mentre in tale periodo nelle Artemie fecondate le uova evolvono nell' utero in pochi giorni ed è perciò assai attivo il fenomeno della viviparità.

3°. Che su di un migliaio di uova deposte da Artemie vergini in quattro mesi di osservazione, nessuna si è sviluppata, mentre la maggior parte delle uova fecondate, messe approssimativamente nelle stesse condizioni di salsedine e messe nelle identiche condizioni di temperatura e di luce si sono sviluppate in 28 giorni.

In base a questi fatti ci è permesso conchiudere che:

L'Artemia salina di Cagliari non è partenogenetica.

Riassumendo ora in modo generale le osservazioni sull'Artemia salina die Cagliari si constata:

1°. Che i maschi dell'Artemia salina di Cagliari sono in linea generale prevalenti in numero sulle femmine.

2°. Che le Artemie di Cagliari sono vivipare nell' inverno, quando invece le Artemie di molte località sono ovipare.

3°. Che l'Artemia di Cagliari non è partenogenetica.

Indicazioni Bibliografiche.

1. Artom, C. Osservazioni generali sull' *Artemia Salina* Leach delle Saline di Cagliari. Zoolog. Anz. Bd. XXIX, Nr. 9, 1905.
2. Joly, N. Histoire d' un petit crustacé (*Artemia Salina* Leach) auquel on a faussement attribué la coloration en rouge des marais salans méditerranéens, suivie de recherches sur la cause réelle de cette coloration, Montpellier. Boehm et Comp. 1840.
3. Samter, M. et Heimons, R. Die Variationen bei *Artemia Salina* Leach und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Anhang zu den Abhandlungen der Kgl. Preuß. Akad. d. Wissenschaften. Berlin 1902.
4. Schmankewitsch, W. I. Über das Verhältnis der *Artemia Salina* M. Edw. zur *Artemia milhausenii* M. Edw. und dem Genus *Branchipus* Schäff. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XXV, 1875.
5. — Zur Kenntnis des Einflusses der äußeren Lebensbedingungen auf die Organisation der Tiere. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX, 1877.
6. Siebold, C. V. Über Parthenogenesis der *Artemia Salina*. Sitzungsber. d. Kgl. Akad. d. Wissensch. zu München Bd. 3°, 1873.
7. — Über die in München gezüchtete *Artemia fertilis* aus dem großen Salzsee von Utah. Verhandl. der 59. Jahresversammlung der Schweiz. naturf. Gesellsch. in Basel 1877.

Cagliari Ottobre 1905.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVI. Bd. 15. Januar 1906. № 2.

Inhalt: Henriksen, A Functional view of Development (Schluss). — Schimkewitsch, Die Mutationslehre und die Zukunft der Menschheit. — Versluys, Über die Konjugation der Infusorien. — Zacharias, Die Begründung zweier neuer Süsswasserforschungsstationen im Auslande. — Zacharias, Ein schwimmendes Laboratorium für marine Biologie. — Molisch, Die Lichtentwickelung in den Pflanzen.

A Functional view of Development.

Everything in nature tends towards a state of equilibrium which is peculiar to itself.

(Schluss.)

We will now discuss some of the experiments on the earlier embryological stages and see how they can be interpreted from this point of view.

The fact that the growth energy is lessened in an arithmical ratio as to the part of the egg used, that is, if we use an isolated blastomere of the sixteen cell stage we get an embryo of one-sixteenth the normal size, and if an isolated blastomere of the two-celled stage, or a non-nucleated part of the egg is fertilized by a sperm, or an egg by artificial stimulation is made to develop; in all cases we get a larva of but half the size of the normal one, show that this growth-energy, which determines the size of the larva lies, in these cases at least, within the nucleus.

But it is not always we can hold our stand and say that after separation each blastomere acts as a whole egg; but in every case we can say that changed relations, as separation, of the balstomeres tend toward establishing the equilibrium of the species. In other words the relations within the blastomeres of two or four cell

stages seem often to be so firm that a longer period is necessary for each blastomere to adjust itself as an independent whole.

Let us first take an illustration from experiments done on isolated blastomeres from the earlier cleavages of the ctenophore. It has been demonstrated that isolated blastomeres of two, four and eight celled stages of many forms undergo at first a cleavage as they would have done if forming a part of a complete embryo and give rise to defective larvae having only four, two or one swimming plate. But another question arises in this connection, namely, in how far is the equilibrium of the species established in this case and we get the surprising result that although these swimming plates are reduced in number the larva is fitted for its function in life. It possesses all the parts of the embryo except the reduction in number, but the amount of growth energy is distributed among these parts; so the potentialities present are not sufficient to produce an adult animal.

If the blastomeres of the frog in a two-celled stage are isolated they may give rise to a typical half-morula and half-gastrula yet finally produce a perfect larva, this seems to show that the relation of the blastomeres were quite firmly formed to suit their companionship in the development of the organism but when separated was able, by degrees, to return to the equilibrium of the species, so as to form perfect larvae and even here the proof seems to be that we had no preformation of either half but only that relations within the blastomeres were more firmly established. But it should be remarked that the position in which the blastomere were flept had much to do with the results, so who knows what external influences may do in certain cases. As we soon will see from Prof. J. Loeb's experiments, even a slight change may have the most disastrous result for the future embryo.

Another illustration of this nature is that of Prof. E. B. Wilson on isolated blastomeres of the Dentalium. Here the relation within the blastomeres were firmly established and I believe he states that they all give rise to defective larvae, but the smaller half by far the greater difficulty has to establish the proper relations, due without doubt to the fact that it possesses less growth energy and slightly different relations.

Even the above illustrations which I think are the most striking in favor of the theory of preformation of the embryo in the egg in some form of microcosm gives us no basis for such conclusions. The only way we can interpret such results is as given above, that we have such relations within the egg, blastomeres, and all cells. It becomes a necessary conclusion drawn from the facts of embryology as I have already shown.

That these relations within the egg are more firmly established in some cases than in others is not surprising but the fact that each blastomere will tend do develop as a complete larva shows its independence when liberated, and we should not forget that any experiment will naturally introduce a more or less deseased

condition and that developing organisms are extremely sensitive to external stimuli and that this sensitiveness varies greatly among the different kind of animals.

To show the more complex cases of the relations between cells and groups of cells, brought about by nervous action we could take numerous illustrations but I shall give only the fact that if the nerve is severed in a developing limb it immediately stops to develop and degenerates. Herbst described a case of a calf where a great part of the spinal cord did not develop and as a result the nerves were absent in many parts and inhibited the muscles in their development. Such an illustration shows clearly the importance of innervation in establishing the equilibrium of the species.

We will now consider as briefly as possible regeneration of lost parts from our point of view, but it will become clear that the difference of this and those cases just discussed are rather of degree than kind. If we take illustrations from the lower animals we may cut them to pieces, as we did when separating the blastomeres of earlier cleavages, and they will develop into adult forms but as we go up in the animal scale this power is completely lost as among the higher vertebrates. Of regeneration among larval form Driesch gives an interesting case where he bisected the gastrula of Sphaerechinus through the equator so that each half contained both ectoderm and endoderm. Both halves heal and from typical gastrula in which the enteron differentiates itself into three typical regions (fore, middle and hind gut) correctly proportionated, though only half the normal size. Can we possibly find a more beautiful illustration of the principles given above and against the preformation theory? To take up the discussion of regeneration among the higher forms is impossible in the time allowed here; so I can do no better than quote Prof. C. M. Childs conclusion to an article on regeneration where he says: "Experiments have shown that formative factors are many and various and generalizations from a single group of characters are unsafe . . . All complex activities of which organisms are capable are 'formative factors' when we can view all of these in their complex relations and know the parts which each play, then and only then shall we 'understand' organic form. The relations between form and heredity has never been satisfactorily determined. With the advance in our knowledge the fact becomes more and more evident that an organism is not merely a complex of structural elements ready made by heredity for certain functional activities, but rather a complex of activities in consequence of which morphological structure develop. Physical and chemical structures of protoplasm must not be confused with morphological structure. As regards the individual the former represents capacities for activity in the broader sense, form in the morphological sense is the combined result of this activity and the environment external and internal. According to this view it is the functional capacity that is inherited

rather than form, heredity is strictly speaking, a physiological and not a morphological problem."

From the above we can see that the study of regeneration leads to a similar conclusion to those expressed in this paper, namely, that the problem of development and heredity is not primarily a structural but a functional one, and this as I have tried to show may be referred to the egg just as well as to the embryological development.

We have still two important factors to discuss in order to understand development, namely, environment and nutrition. I shall here but quote a few classical examples and leave a fuller discussion for some future time. Prof. J. Loeb bas shown that regeneration and growth in many aquatic animals depends to a great extent on the amount of water present in the cells. By bringing hydroids in more diluted sea-water than that in which they usually live, the rate of growth is increased. Similar results were gained by similar methods on developing eggs of sea urchins, star fishes, arthropods and various fishes. That the amount of water, and the intracellular pressure in these experiments varied with the concentration could be seen from the form of cleavage spheres. In normal sea-water which was a little diluted by the addition of 10—20 percent of fresh water, the two first cleavages were merely hemispheres. In sea-water of higher concentration the first two cleavage-spheres became ellipsoidal in shape approaching more the sphere as the concentration was increased. When more than two grams of sodium cloride was added to 100 c. c. of sea-water in a few hours plasmolysis took place and the surface of the protoplasm began to shrink irregularly. But by bringing the eggs back into normal sea-water the normal form was restored in a few minutes. Exactly similar results were gained when the temperature was raised and lowered.

When we consider that the sea-water differs in concentration near the shore among the rocks, with that of other places as well as does the temperature at various depths, etc., we see at once the importance of producing the exact conditions in density, temperature, pressure, and light in experimental embryology under which these animals naturally develop in order to produce normally developed embryos. And still more are the external influences emphasized by Loeb's experiments on artifical production of parthenogenesis in sea urchin eggs by adding a small amount of magnesium cloride to the sea-water.

Still more striking changes are brought about by change of food. I shall here but give one illustration.

If an embryo of a sea-urchin be made to develop in sea water containing no lime salts the larva fails to develop the calcareous skeleton. Such a result has its foundation in the first principle of physiology, namely, that no organism can produce chemical elements in order to produce the calcareous skeleton. The elements which go to make up this skeleton must be taken in as food and

therefore be present in a form where this becomes possible. It would be easy to take hundreds of similar illustrations to show how the absence of certain food affects the normal development. But these few illustrations I hope will make it clear how important it is to consider all the factors which influence development in order to get a clue to the great biological question of heredity, the origin and causes in producing variations, and to get a plausible working hypothesis for the phenomena of development. It lies within the realm of experimental embryology and physiology to reveal these causes.

If these preliminary remarks should offer any suggestion in that direction my time would be well paid and in conclusion I may repeat that according to this view the adult organism is not predelineated nor singly predetermined in the egg but develops by progressive steps, one part dependent on the other to establish proper relations within the cells as well as among the cells and when properly nourished and in proper environment it will establish the equilibrium of the species; it will form a body much like that of the parent. To this extremely fine adjustment no physical science can give us any clue. But let us say with Huxley „it marks where the vital tides have been and how they have acted."

Martin E. Henriksen.

Die Mutationslehre und die Zukunft der Menschheit.

(Vorläufige Mitteilung.)[1])

Von M. Schimkewitsch.

I.

Die Hypothese, auf Grund deren das plötzliche Auftreten mehr oder weniger bedeutender Unterscheidungsmerkmale der Arten zugegeben wird, und welche in neuerer Zeit zuerst von Korschinsky und darauf von de Vries nach Beobachtungen über die Entstehung von Variationen bei den Pflanzen entwickelt wurde, hat noch früher auch unter den Zoologen ihre Anhänger gehabt, so z. B. E. Geoffroy-Saint-Hilaire, Kölliker, Bateson, Emery und viele Teratologen. Ohne auf die Darlegung dieser Hypothese einzugehen, will ich mich mit zwei Fragen beschäftigen:

1. Sprechen die Ergebnisse aus dem Studium des Tierreiches ausschließlich zugunsten der ausnahmslosen Entstehung spezifischer Merkmale einzig und allein vermittelst plötzlicher schroffer Veränderungen oder Mutationen, wie dies von de Vries angenommen wird, oder wird man außerdem auch noch die Entstehung spezi-

1) Eine ausführliche Darlegung der nachstehenden Betrachtungen werde ich in der 3. Auflage meines Buches „Die biologischen Grundlagen der Zoologie" folgen lassen.

fischer Merkmale durch langsame Anhäufung kleiner individueller Abweichungen zulassen müssen, wie dies von seiten Darwin's geschehen ist?

2. Nimmt man die Möglichkeit beider Entstehungsarten spezifischer Merkmale als erwiesen an, so wird es sich darum handeln festzustellen, welche von diesen Merkmalen auf dem Wege der Mutation, und welche auf dem Wege langsamer Anhäufung kleiner Abweichungen entstehen.

Obgleich wir noch keine festbegründete Klassifizierung der individuellen Abweichungen oder Variationen besitzen, so unterscheiden doch fast alle Biologen zwischen kleinen individuellen Variationen, für welche ich die Bezeichnung Flexuation[1]) vorschlage (kontinuierliche Variationen, fluktuierende Variationen der Autoren), und schärfer ausgesprochenen Variationen oder Mutationen nach de Vries (diskontinuierliche Variationen, sprungweise Variationen der Autoren)[2]).

Man wird demnach unterscheiden können zwischen normalen Abweichungen oder Variationen, welche wiederum in Flexuation und Mutation zerfallen, und anormalen Abweichungen, welche in Anomalien und Missbildungen zerfallen.

Die Frage, ob sich die Flexuationen schon ihrer Natur und ihrem Wesen nach von den Mutationen unterscheiden, wie dies von de Vries angenommen wird, oder ob die Unterschiede zwischen diesen und jenen nur in der Größe der Amplitude der Schwankungen bestehen, und nur quantitativer und nicht qualitativer Natur sind, wie Weismann (1902) dies ausgesprochen hat — diese Frage kann allein auf Grund sorgfältigen Studiums beider Arten von Variationen beantwortet werden; einige indirekte Betrachtungen zugunsten der zweiten Lösung der Frage sollen weiter unten vorgeführt werden. Einstweilen bemerken wir, dass die Flexuationen, Mutationen, Anomalien und Missbildungen eine kontinuierliche Reihe von individuellen Abweichungen darstellen, deren Amplitude allmählich an Größe zunimmt, deren Häufigkeit des Auftretens dagegen abnimmt.

Indem ich zu der oben aufgeworfenen Frage über die Rolle der Flexuationen bei der Entstehung der Arten zurückkehre, einer Frage, welche bis jetzt ebenfalls auf experimentellem Wege noch nicht entschieden worden ist, will ich einige indirekte Betrachtungen mitteilen. Einem jeden Naturforscher, welcher sich mit Systematik beschäftigt hat, ist die Tatsache bekannt, dass eine

1) Abgeleitet vom Lateinischen: flectere.

2) Ich übergehe hier diejenigen Veränderungen, welche bei dem erwachsenen Organismus durch die Einflüsse äußerer Bedingungen hervorgerufen werden, oder die Modifikationen nach der Terminologie von Morgan (1897), indem ich deren Vererbung für mehr als zweifelhaft halte.

Abhängigkeit besteht zwischen der scharfen Charakterisierung einer Art und der Zahl von Individuen, welche ihm bei der Aufstellung der Art zur Verfügung standen. Diese Eigentümlichkeit macht sich bei der Aufstellung vieler Arten bemerkbar: so lange der Untersucher ein, zwei oder drei Exemplare vor sich hat, erweist sich die Art als ausgezeichnet und scharf charakterisiert („gute Spezies" der Paläontologen). Nimmt jedoch die Zahl der Exemplare zu, so treten nicht nur Varietäten auf, sondern es verwischen sich auch die Grenzen zwischen diesen letzteren sowie die Grenzen zwischen der geplanten Art und den benachbarten Arten[1]). Auf diese Weise tritt die These Buffon's — die Natur kenne keine Arten, sondern nur die Gesamtheit von Individuen — deutlich und anschaulich zutage.

Noch vor nicht allzulanger Zeit vermuteten die Faunistiker die erwähnte Neigung zu Schwankungen wäre nur wenigen Arten eigentümlich und zwar vorzugsweise den Arten der nördlichen Meere; allein als bei der Erbeutung von Vortretern der Meeresfauna neue Methoden angewendet wurden, mit Hilfe derer die Vertreter einer Art nicht mehr in vereinzelten Exemplaren, sondern zu Dutzenden und Hunderten gewonnen wurden, hat es sich erwiesen, dass die Zahl der Schwankungen unterworfenen Arten viel größer ist, als man dies vermutet hatte und dass diese Arten durchaus nicht an irgend welche Lokalitäten des Erdballs gebunden sind.

Sollte man wohl voraussetzen müssen, dass zwei, in der gegenwärtigen Fauna durch eine Reihe unbedeutender Übergänge miteinander verbundener Arten durch Mutation hervorgegangen sind, wo doch das Vorhandensein dieser Übergänge deutlich auf Flexuation hinweist?

Letzteres erscheint natürlich wahrscheinlicher, wenn man nicht zugeben will, dass alle diese Übergangsformen durch Kreuzung entstanden seien, — eine Voraussetzung, deren Annahme bisweilen durch die geographische Verbreitung der in Rede stehenden Arten unmöglich gemacht wird.

---

1) Ohne fernerliegende Beispiele heranzuziehen, will ich solche aus demjenigen Gebiete anführen, welches mir näher bekannt ist. Unter den Pantopoda mussten bei der Untersuchung einer großen Anzahl von Vertretern zwei Arten — *Chaetonymphon hirtipes* (Bell.) und *Ch. spinosum* (Goodsir) —, welche sich in ihren extremen Formen scharf voneinander unterscheiden, miteinander vereinigt werden. Möbius (1902) tat dies auf Grund von 140 Exemplaren, während ich deren eine bedeutend größere Anzahl (aus der Expedition von N. M. Knipowitsch) besaß und die Ansicht von Möbius nur bestätigen kann. Ebenso verschwindet bei einer großen Zahl von Individuen die Grenze zwischen *Nymphon grossipes* (Fabr.) und *N. nixtum* (Kröger), zwischen *N. strömii* (Kröger) und *N. gracilipes* (Heller). Allein hier war es noch möglich, *N. nixtum* und *N. gracilipes* als Varietäten aufrecht zu erhalten, wie dies auch von einigen Autoren geschehen ist, während in dem ersteren Beispiel auch dieses schwierig erscheint.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass nicht alle Arten Neigung zu solchen Schwankungen an den Tag legen, allein wir sind nicht imstande, zu entscheiden, ob dies darauf beruht, dass die Natur der Arten eine verschiedene ist, und gleichzeitig auch die Existenzbedingungen sich voneinander unterscheiden (wie dies z. B. Montgomery [1896] und mit ihm viele Andere vermuten), oder aber darauf, dass diese Neigung mit einem bestimmten Alter der Spezies im Zusammenhange steht, wie dies aus den Ansichten Rosa's (1903) hervorgeht. Beide Voraussetzungen sind logisch, d. h. man wird die Möglichkeit zugeben können, dass nur einzelne Arten variationsfähig sind und dazu noch in Abhängigkeit von den Existenzbedingungen, oder aber dass diejenigen Arten, welche uns weniger variationsfähig erscheinen, diese Periode der Variabilität schon überlebt und sich fixiert haben.

In bezug auf die Mutationen räumt de Vries die Möglichkeit ein, dass dieselben zu gewissen Perioden im Leben der Art besonders lebhaft an den Tag treten, wobei diese Perioden mit Perioden der Ruhe und des Stillstandes abwechseln. Bei der kurzen Zeitdauer unserer Beobachtungen ist es einstweilen unmöglich, eine solche Periodizität nachzuweisen, allein dieselbe muss natürlich nicht nur in bezug auf Mutationen, sondern ebenso in bezug auf Variationen zugegeben werden. Wenn eine solche Periodizität in der Tat vorhanden ist, so ist dieselbe durchaus nicht allen Arten von Tieren eigentümlich. Obgleich die Periode der von der Menschheit angestellten Beobachtungen eine sehr kurze ist, so können wir dennoch bezüglich vieler großer Säugetiere behaupten, dass bei ihnen in historischen Zeiten eine Periode der Mutation nicht eingetreten ist. Ebensowenig spricht die wunderbare Beständigkeit gewisser Arten, die so häufig die Aufmerksamkeit der Zoologen auf sich lenkte, und über welche wir sowohl nach den Abbildungen der alten Ägypter, als auch nach dem Auffinden dieser selben oder ihnen sehr nahestehender Arten in subfossilen oder selbst in fossilem Zustande urteilen können, — ebensowenig, sage ich, spricht diese Beständigkeit zugunsten einer allgemeinen Periodizität von durch Mutation hervorgerufenen Veränderungen. Die Paläontologen haben schon lange hervorgehoben, dass einige Formen einen endgültigen oder, nach der Terminologie von W. Kowalevsky, nichtadaptiven Charakter aufweisen, und dass dieselben ihrer Natur nach wohl kaum weiteren Veränderungen progressiven Charakters unterliegen können. Zu solchen nichtadaptiven Formen rechnete W. Kowalevsky die Endformen der Huftiere, wie z. B. die Pferde.

Es können demnach, von unserem Gesichtspunkte aus betrachtet, die Voraussetzungen aufgestellt werden, durch welche der Umstand erklärt wird, warum die einen Arten variieren, andere

aber nicht: entweder steht diese Fähigkeit im Zusammenhange mit der Natur der Art, oder sie offenbart sich nur in einem gewissen Alter der Art, oder endlich sie tritt periodisch auf. Ebenso wie die Faunistiker häufige Beispiele kennen, wo eine Art mit einer anderen durch kleine Übergänge in der heutigen Fauna im Zusammenhange steht, verfügen auch die Paläontologen über derartige Beispiele unter den fossilen Formen, wobei diese Formen bisweilen in bestimmter historischer Aufeinanderfolge aufgefunden werden. Solche Beispiele finden sich hauptsächlich bei den Gehäusen der Mollusken (speziell z. B. bei den Ammoniten). Auf diese Seite der Frage hat bereits Scott (1895) in seinen Erwiderungen gegen Bateson hingewiesen, doch muss ich hinzufügen, dass im allgemeinen der Gesichtspunkt von Scott mit dem von mir vertretenen nicht übereinstimmt.

In Anbetracht der augenscheinlichen historischen Aufeinanderfolge dieser Formen wird es wohl kaum nötig sein auch für sie eine Plötzlichkeit der Veränderungen zuzugeben, wie es auch unter keinen Umständen zulässig ist, hier eine Entstehung von Veränderungen durch Kreuzung anzunehmen, indem die extremen Formen in der Zeit ihres Bestehens sehr weit voneinander entfernt sein können.

Alles Obengesagte bringt mich auf die Vermutung, dass beiderlei Prozesse — die Veränderungen der Arten durch Mutation und durch Flexuation — in gleicher Weise in der Natur vorkommen; allein einstweilen ist es uns ganz unmöglich zu entscheiden, welcher von beiden vorwiegt. Man wird auch zugeben können, dass gewisse Arten mehr zu der Mutation, andere mehr zu der Flexuation neigen.

II.

Es gibt jedoch einige Merkmale, welche unwillkürlich an eine Plötzlichkeit ihres Auftretens denken lassen, worauf schon mehrfach hingewiesen worden ist. So sind die vierhörnigen Haustiere und vielleicht auch der ostindische *Tetraceros quadricornis* aller Wahrscheinlichkeit nach durch plötzliche Verdoppelung der Hörnerzahl aus anderen Rassen entstanden. Es liegt überhaupt keine Notwendigkeit vor Vermutungen anzustellen, wenn historische Beweise vorliegen. Nach den Angaben von Azara stammen die ungehörnten Kühe von Paraguay von einem ungehörnten, im Jahre 1770 geborenen Stiere ab und nach Cornévin (1891) ist in späteren Zeiten auf gleiche Weise die sizilianische Rinderrasse *Angus* entstanden. Kennel (1902) teilt die plötzliche Entstehung einer schwanzlosen Katzenrasse mit. Das Verschwinden eines Organs kann jedoch auf zweierlei Weise vor sich gehen: in dem gegebenen Falle sind die Hörner plötzlich verschwunden, allein dasjenige, was uns über das

Verschwinden der Augen bei den Höhlenbewohnern und den Tiefseebewohnern bekannt ist, spricht für ein allmähliches Eintreten dieses Verschwindens[1]).

Durch die Untersuchungen von Eigennamen (1899, 1900 und 1902) ist nachgewiesen worden, dass bei verschiedenen Formen verschiedene Teile des Auges einer Reduktion unterliegen. Unter den Knochenfischen werden bei einigen Formen die Sclerotica und die Muskeln erhalten, während der Glaskörper und die Linse verschwinden, bei anderen Formen dagegen verschwinden die Muskeln und die Sclerotica, während die übrigen Teile erhalten bleiben. Diese Erscheinung wird noch anschaulicher, wenn wir auch die Rundmäuler und Amphibien zum Vergleich heranziehen.

Ebenso spricht auch die Vergleichung der verschiedenen Arten der Gattung *Gymonomus* unter den Decapoden zugunsten einer allmählichen Degradation der Augen bei diesen Formen (Ray Lankester, 1904), wobei bestimmte Stufen von Degradation an bestimmte Tiefen des bewohnten Wassers gebunden sind.

Bezüglich der Höhlentiere gelangt Hamann (1896) zu dem Schlusse, dass hier die Augen gar nicht aus dem Grunde verschwunden sind, weil diese Tiere in der Dunkelheit wohnen, sondern nur weil die Augen in Abhängigkeit von einer solchen Bedingung ohne Schaden für die Art verloren gehen konnten. Es ist sogar nicht unmöglich, dass die Augen bei einigen Formen zu einer Zeit verschwunden sind, als diese letzteren noch an der Oberfläche der Erde lebten. Dieselben Betrachtungen finden auch auf die Tiefseeformen Anwendung. Die Augen dieser letzteren unterlagen nicht aus dem Grunde einer Reduktion, weil diese Formen in einer solchen Tiefe wohnen, wohin die Lichtstrahlen nicht mehr gelangen, sondern nur in Abhängigkeit von dieser Lebensbedingung. Die Ursache der Reduktion war jedoch wahrscheinlich, wie auch bei den Höhlentieren, im Innern des Organismus zu suchen.

Allein diese Frage ist für unsere Zwecke von nur untergeordneter Bedeutung. Von Wichtigkeit ist der Umstand, dass die Augen allem Anscheine nach einer allmählichen Reduktion unterlagen. Andererseits lässt sich die Voraussetzung unmöglich von der Hand weisen, dass die Augen bei einigen Formen auch plötzlich, infolge Auftretens anomaler augenloser Formen, verschwinden konnten. Mit anderen Worten: ein und dasselbe Merkmal konnte allmählich auftreten, aber es konnte auch plötzlich erscheinen.

Ist es nun schwer sich die allmähliche Entstehung vierhörniger Rassen vorzustellen, so ist andererseits die Entstehung augenloser

---

1) Diese selbe Abhängigkeit von der Mutationstheorie behandelt auch Weismann in seinen „Vorträge über Deszendenztheorie" (1902), wenn auch von einem anderen Gesichtspunkte aus.

Formen sowohl auf allmählichem wie auch auf plötzlichem Wege wohl denkbar.

Das Verschwinden des Weisheitszahnes bei den Menschen, den Gibbons und dem Schimpanse, welcher bei dem Menschen die verschiedensten Schwankungen — angefangen von dem wohlgebildeten Zahn bis zu einem einfachen konischen, bisweilen gar nicht durchbrechenden Gebilde — aufweist, vollzieht sich ebenfalls allmählich vor unseren Augen.

Aller Wahrscheinlichkeit nach vollzog sich auch ebenso allmählich das Verschwinden des dahinterliegenden vierten Backenzahns (Zuckerkandl, 1891), welcher in Gestalt einer Anomalie bei dem Menschen und ebenso auch bei dem Gorilla und Schimpanse noch zum Durchbruch kommt (Selenka, 1898 und 1899).

Andererseits kann aber auch das plötzliche Verschwinden irgend eines Elementes des Zahnsystems durch Auftreten anormaler Abweichungen durchaus zugegeben werden.

Zu den plötzlich auftretenden Merkmalen wird man wahrscheinlich auch die Fälle von numerischer Zunahme der Organe rechnen müssen, und zwar, wie wir sofort sehen werden, einschließlich der Doppelbildungen.

Die Hunderassen mit überzähligen Zehen haben dieses Merkmal natürlich auf plötzlichem Wege erworben. Auf meinem kleinen Gute in Finland traten unter den Hühnern Individuen auf, bei welchen die hintere Zehe ihrer ganzen Länge nach eine Zweiteilung erfahren hatte. Mit Hilfe der alleroberflächlichsten Auslese erzielte ich das Resultat, dass fast alle meine Hühner fünfzehig wurden und dass es mir möglich geworden ist, Material für die Untersuchung der Embryonalentwickelung dieser Anomalie zu sammeln.

Es ist bemerkenswert, dass die Bauern aus den umliegenden Ortschaften bisweilen Hühner zum Verkauf anbieten, welche ebenfalls fünf Zehen besitzen; es ist sehr wohl möglich, dass alle die fünfzehigen Hühner der betreffenden Gegend von einem gemeinsamen Vorfahr abstammen, wie dies auch bei den obenerwähnten ungehörnten Rassen der Fall ist.

Ich habe oben erwähnt, dass auch das zur Norm gewordene Auftreten von Doppelmissbildungen zu den plötzlich auftretenden Merkmalen zu rechnen ist. Ich verstehe hierunter den einzig dastehenden aber im höchsten Grade merkwürdigen Fall, welcher kürzlich von Boas (1903) und hierauf von Janicki (1904) beschrieben worden ist, und zwar die *Triplotaenia mirabilis* aus dem Känguru (wahrscheinlich *Petrogale penicillatus*). Da im ganzen vier Exemplare und die Bruchstücke eines fünften (aus einem anderen Känguruexemplare) gefunden worden sind, so haben wir es augenscheinlich mit einem normalen Organismus zu tun, und dieser Organismus ist nach dem Typus einer Doppelbildung gebaut, indem

er einen Scolex und zwei Bänder (ohne äußere Segmentation) besitzt. In diesem Falle ist eine Doppelbildung, welche wie alle derartige Bildungen natürlich plötzlich entstanden ist, zu einer normalen Art geworden.

Die Polypharyngie der Turbellarien wird von den Forschern in verschiedener Weise gedeutet: Haller und Chichkoff (1903), welch letzterer zu gleicher Zeit mit Mràzek die *Planaria montenegrina* (= *Phagocata gracilis*) mit 5—17 Pharynxhaaren beschrieb, nehmen an, dass dieses Merkmal eine Anomalie darstellt, welche sich fixiert hat und zur Norm geworden ist. Mràzek dagegen hält die Polypharyngie für eine Erscheinung der Finiparität. In beiden Fällen hat sich jedoch der Übergang von der Monopharyngie zur Polypharyngie durch Mutation vollzogen, obgleich die weitere Zunahme der Zahl von Pharynxen allmählich vor sich gehen konnte und wahrscheinlich auch in der Tat allmählich vor sich gegangen ist.

Die dreikantige Körperform, wie sie als Anomalie bei vielen Cestoden vorkommt und von einer eigenartigen Anordnung der Organe begleitet ist (Vigener, 1903), kann für irgend eine Form zu einem beständigen Merkmal werden.

Es wird natürlich wahrscheinlich auch solche Merkmale geben, welche nur allmählich entstehen, allein es fällt mir schwer ein scharf ausgesprochenes und durchaus überzeugendes Beispiel hierfür zu finden, obgleich manche Veränderungen in der Färbung von Tieren, aller Wahrscheinlichkeit nach allmählich vor sich gegangen sind.

Der von Eimer (1889 und 1895) und dessen Schülern entdeckte Übergang der älteren Längsstreifung in die Querstreifung und diffuse Färbung, konnte außerordentlich langsam und allmählich vor sich gehen.

Was die Längsstreifung selbst als Ausdruck der älteren Färbung betrifft, wie sie bei den Säugetieren vorderhand noch keine passende Erklärung gefunden hat, so kann dieselbe in bezug auf gewisse Würmer verständlich gemacht werden. Auf das Vorhandensein einer längsgestreiften Färbung bei gewissen Würmern, so z. B. bei den Landplanarien war schon von Schülern von Eimer hingewiesen worden (von Linden, 1900), während A. Graf (1899) eine anatomische Erklärung der Längsstreifung in bezug auf die Blutegel gegeben hat.

Indem die Exkretophoren der Blutegel wahrscheinlich einer positiv chemotaktischen Einwirkung des in dem Wasser enthaltenen Sauerstoffs unterworfen werden, wandern sie unter die Haut, wo sie Pigmentanhäufungen bilden; da jedoch die Längsmuskeln der Blutegel in Gestalt von Bändern angeordnet sind, so ist es natürlich, dass die Exkretophoren am leichtesten zwischen diese Bänder dringen können und es versteht sich von selbst, dass die Exkretophoren sowie die von ihnen gebildeten Pigmentstreifen in bezug

auf die Längsachse des Tieres eine longitudinale Anordnung annehmen.

Auf die Säugetiere lässt sich diese Erklärung selbstverständlich nicht anwenden, allein auch hier beruht die Längsrichtung der Pigmentstreifen wahrscheinlich auf irgend welcher anatomisch-physiologischen Grundlage. Wie dem auch sei, so gehören doch einige Abänderungen in der Färbung augenscheinlich zu denjenigen, welche am meisten allmählich vor sich gehen.

Es wird gewöhnlich daran [illegible] auffallende Ähnlichkeiten, wie sie z. B. [illegible] aufweist, nicht allmählich [illegible] auf einmal aufgetreten sind, indem [illegible] Gestalt dem Schmetterling [illegible] mann (1896) hat nachgewiesen [illegible] einanderfolge in der Herausgr[illegible]

Selbst eine unbedeutende [illegible] unteren Fläche der Flügel an [illegible] war an und für sich schon [illegible] bot demselben keine Garantie für [illegible] Untersuchung des Mageninhaltes [illegible] gezeigt, dass die Schutzfärbung [illegible] Gefahrlosigkeit, sondern nur einen [illegible] währt. Im allgemeinen kann man [illegible] Nachahmung nicht nur auf einer [illegible] sondern auch auf einer Ähnlichkeit [illegible] z. B. bei *Kallina* der Fall ist [illegible] arbeitung dieser Ähnlichkeit in der [illegible] bestand, worauf erst die Herausgr[illegible] Gestalt erfolgte.

In diesem wie in jenem Falle [illegible] den Nachahmer dem Model [illegible] Schutz und war demnach nützlich.

Wenn sich eine so detaillierte [illegible] *Kallina* und einem Blatte mit [illegible] lich herausbilden konnte, so [illegible] schärfer auftretende Veränderungen [illegible] der totale und partielle Albinismus [illegible] lich als auch allmählich [illegible]

Beobachtungen an H[illegible] von Albinismus nicht selten [illegible] z. B. der Unterschied in der [illegible] seite [illegible] den meisten [illegible]

die Färbung des Bauches immer heller und heller werdend endlich weiß wird, d. h. wenn das Tier zum partiellen Albinismus übergeht. Ein allmähliches Entstehen des Albinismus ist in dem gegebenen Falle sehr wahrscheinlich, um so mehr als man bei den Tieren auch in der Tat verschiedene Grade in dem Unterschied der Färbung der Rücken- und Bauchseite beobachten kann. Ich wiederhole, dass es recht schwierig ist, ein solches Merkmal zu finden, bei welchem eine plötzliche Entstehung völlig undenkbar wäre, allein in Wirklichkeit sind wohl sehr viele Merkmale nur allmählich entstanden. Schwalbe (1904) spricht auf Grund der dunklen Färbung der Areolae mammae bei den hellen Menschenrassen die Vermutung, dass sowohl diese letzteren, wie auch die dunkeln Menschenrassen von einer schwarzen oder dunkelbraunen Urrasse abstammen.

Die verstärkte Pigmentierung bei den schwarzen Rassen unter gleichzeitigem Schwund der Haare wie auch die Pigmentation bei den hellen Rassen bei kräftigerer Erhaltung der Haare ging, wie zu vermuten ist, nur ganz allmählich vor sich, worauf denn auch die zahlreichen Übergangsformen der gegenwärtig lebenden Rassen hinweisen.

Von dem Gesichtspunkte ihrer Entstehung aus betrachtet, können alle Merkmale in folgende drei Kategorien eingeteilt werden:

1. Merkmale, welche nur plötzlich auftreten,
2. Merkmale, welche sowohl plötzlich als auch allmählich auftreten,
3. Merkmale, welche nur allmählich auftreten.

(Fortsetzung folgt.)

Über die Konjugation der Infusorien.

Von Dr. J. Versluys,
Privatdozent und Assistent am Zool. Inst. Amsterdam.

Bekanntlich zeichnet die Befruchtung bei den Infusorien sich in ihrer typischen Form dadurch aus, dass die beiden Konjuganten nicht dauernd verschmelzen, sondern, nach Austausch eines Kernes, des sogen. Wanderkernes, sich wieder trennen. Eine weitere Besonderheit ist es dabei, dass der Befruchtung wenigstens drei Kernteilungen vorangehen (Maupas 1889, p. 421, Hertwig 1889, p. 219). Man bezeichnet diese Art der Befruchtung als Konjugation oder partielle Karyogamie. Bei den anderen Protozoënklassen kennt man zahlreiche Fälle, wo die Befruchtung zu der vollständigen Vereinigung beider Kopulanten zu einem Individuum und ihrer beiden Kerne zu einem einzigen Synkaryon führt. Dabei gehen der Befruchtung bisweilen eine oder zwei Kernteilungen

voran, welche sich als Reduktionsteilungen deuten lassen. Diese Befruchtungsweise, kurzweg Kopulation genannt, kann man nach dem Beispiele von A. Lang (1901, p. 262) als totale Karyogamie der partiellen gegenüberstellen.

Der Zweck dieses Aufsatzes ist darzulegen, wie man in ziemlich einfacher Weise die partielle Karyogamie oder Konjugation der Infusorien aus der totalen Karyogamie oder Kopulation herleiten kann.

Dass die Konjugation der Infusorien sich aus der totalen Karyogamie entwickelt haben muss, ist die Meinung mehrerer Zoologen. Ich nenne Bütschli (1887—89, p. 1597, 1598, .1604), Boveri (1892, p. 481), Lühe (1902, p. 5), Ziegler (1904, p. 165) und Klara Hamburger (1904, p. 229). Vor einigen Jahren hat aber Lang sich für den ursprünglichen Charakter des Befruchtungsvorganges bei den Infusorien erklärt, und im hervorragenden Verdienste seines Lehrbuches finde ich Veranlassung, auf diese Frage näher einzugehen. Lang hat seine Meinung in folgender Weise formuliert (1901, p. 262): „Zweifellos ist die totale Karyogamie, oder wie sie häufig genannt wird, die Kopulation, aus der partiellen hervorgegangen. Letztere ist die primitivere Erscheinung; erstere eine in der Richtung des Befruchtungsvorganges der Metazoa weitergebildete."

Demgegenüber möchte ich betonen, dass die partielle Karyogamie nur eine sehr beschränkte Verbreitung aufweist, welche nicht für ihren ursprünglichen Charakter spricht. Sie ist viel weniger verbreitet, als Lang angenommen hat, wie meist erst aus neueren Untersuchungen, welche Lang noch nicht kennen konnte, hervorgeht. Lang hat Beispiele der partiellen Karyogamie angegeben aus den Klassen Sporozoa (die Gregarine *Monocystis*, nach Wolters, 1891), Sarcodina (die Heliozoe *Actinophrys sol*, nach Schaudinn, 1896, p. 83) und Flagellata (*Noctiluca*, nach Ischikawa, 1891, p. 12). Die Untersuchungen von Siedlecki, Cuénot, Léger u. a. haben erwiesen, dass bei den Gregarinen, wie überhaupt bei den Sporozoa, nur totale Karyogamie vorkommt. Vom Befruchtungsvorgange bei *Actinophrys sol* gibt Lang selbst schon an, dass man denselben ebensogut als totale Karyogamie deuten kann. Ich muss diese letztere Auffassung unbedingt der anderen vorziehen. Erstens kommt es hier bei der Befruchtung zur Bildung eines einzigen Individuum mit einem Kerne; es gibt keine Wanderkerne. Zwar folgt meist unmittelbar auf der Verschmelzung der beiden Kopulanten wieder eine Teilung, aber bei derselben deutet nichts darauf hin, dass die beiden Kopulanten ihre Selbständigkeit zurückerlangen. Auch dürfte diese Teilung, wenn Lang's Vergleichung mit der partiellen Karyogamie richtig wäre, niemals unterbleiben. Schaudinn (1896, p. 89) hat aber gefunden, dass

dieselbe nach der Verschmelzung sehr kleiner *Actinophrys* nicht stattfindet; die Kopulationscyste ging dann ohne vorherige Teilung direkt in den Ruhezustand über. Dieses macht den Eindruck, dass die Zweiteilung nur stattfindet, damit die Größe der Zygote oder vielleicht das Verhältnis zwischen Kern- und Körpergröße wieder auf das gewöhnliche Maß zurückgebracht werde. Bisweilen tritt ja auch zweimalige Teilung auf, so dass 4 Individuen entstehen.

Bei *Noctiluca* verläuft die Befruchtung nach Ischikawa in einer Weise, welche sich bei der partiellen Karyogamie der Infusorien anschließt. Hieran hat denn auch Lang seine Schilderung der Vorgänge bei *Noctiluca* entlehnt. Doflein (1890, p. 2, 3) ist aber bei *Nocticula* zu gänzlich abweichenden Resultaten gekommen; nach ihm ist die Karyogamie eine typische totale, die keine Ähnlichkeit mit der Konjugation aufweist. Doflein erklärt die abweichenden Befunde Ischikawa's daraus, dass derselbe Teilungsstadien für Konjugationszustände gehalten hat.

Die partielle Karyogamie wäre demnach auf die Infusorien beschränkt. Aber Schaudinn (1903, p. 567—569) hat bei *Entamoeba coli* einen Befruchtungsvorgang beschrieben, welcher der partiellen Karyogamie der Infusorien sehr ähnlich ist. Der Vorgang ist hier kurz wie folgt: Eine einkernige Amöbe rundet sich kugelig oder oval ab und scheidet auf ihrer Oberfläche eine äußerst zarte Gallertschicht ab. Hierauf teilt sich der Kern in zwei gleiche Tochterkerne, die nach entgegengesetzten Enden des Plasmakörpers auseinanderrücken. Der Weichkörper zerlegt sich in zwei unvollständig getrennte Partien. Die Kerne lösen sich nun ganz oder größtenteils auf, indem sie ihr peripher gelegenes Chromatin an das umgebende Plasma abgeben. Aus diesem Chromatin rekonstruieren sich zwei neue Kerne, welche, wie die primären, an entgegengesetzten Polen des Körpers liegen. Jetzt erfolgen zwei Reduktionsteilungen, nach welchen nur die zwei reduzierten Kerne übrig bleiben. Diese nähern sich und teilen sich wiederum, eine Teilung, welche vollständig der Teilung der reduzierten Mikronuklei der Infusorien in stationären Kern und Wanderkern entspricht. Die Kerne tauschen dann je eine Hälfte aus, so dass nach der Befruchtung direkt zwei Kerne vorhanden sind und niemals nur ein Synkaryon gebildet wird. Hierauf folgt noch zweimalige Teilung, wodurch acht Töchterindividuen in der Cyste entstehen. Schaudinn betont schon die Ähnlichkeit mit der Befruchtung der Infusorien; für genauere Angaben sei auf seine Arbeit hingewiesen.

Gegenüber der partiellen Karyogamie der Infusorien, die somit nur bei der *Entamoeba coli* eine Parallele findet, stehen zahlreiche Beispiele der totalen Karyogamie bei Sarcodina, Sporozoa und Flagellata. Die partielle Karyogamie ist auf die hochentwickelten Infusorien und die parasitisch lebenden, einen komplizierten Ent-

wickelungskreis aufweisenden *Entamoeba coli* beschränkt[1]). Ihre Verbreitung spricht also nicht für den primitiven Charakter der Konjugation.

Vollständig unterschreibe ich auch die Meinung Boveri's (1892, p. 481), dass der Austausch der Kerne zwischen zwei partiell verschmolzenen Zellen ein sehr komplizierter Vorgang ist, der ohne Zweifel eine lange Vorgeschichte voraussetzt. Auch das spricht gegen den primitiven Charakter der Konjugation der Infusorien.

Wir werden die partielle Karyogamie dann aber von irgend einem der verschiedenen Zustände ableiten müssen, worin die totale Karyogamie auftritt.

Lühe (1902) hat in seiner sehr dankenswerten Zusammenstellung der verschiedenen Befruchtungsvorgänge bei den Protozoen auch eine Ableitung der Konjugation der Infusorien aus der Kopulation anderer Protozoen gegeben. Es heißt im Sitzungsberichte: „Die Konjugation der Infusorien kann wie die Kopulation zwischen einander gleichen oder zwischen einander ungleichen Individuen stattfinden, sie darf indessen mit Rücksicht auf die vorübergehende Natur der Aneinanderlagerung der beiden konjugierenden Individuen nie mit der (isogamen bezw. anisogamen) Kopulation direkt verglichen werden, sondern höchstens mit der Aneinanderlagerung von Gametocyten, deren Sprösslinge später zur Kopulation schreiten werden (wie bei den Gregarinen oder bei den Coccidiengattungen *Adelea, Klossia* und *Legerella*). Dieser Vergleich wird von dem Vortragenden dann auch für den weiteren Verlauf der Befruchtungsvorgänge durchgeführt, speziell für *Paramecium* und *Adelea*. Die Konjugation der Infusorien erscheint hiernach in der Tat von der Kopulation anderer Protozoen ableitbar; sobald man nur die Teilung des Nebenkerns der Infusorien mit der Schwärmer-(Mikrogameten-)Bildung bei anderen Protozoën in Parallele stellt. Tut man dies, so besteht der wesentlichste Unterschied zwischen der Konjugation von *Paramecium* und der Kopulation von *Adelea ovata* darin, dass bei *Adelea* ein sexueller Dimorphismus besteht und nur das eine der beiden sich aneinanderlagernden Individuen (der Mikrogametocyt) Schwärmer (die Mikrogameten) bildet, während bei *Paramecium* die beiden konjugierenden Individuen einander gleich sind, daher auch beide Schwärmer bilden und sich wechselseitig befruchten. Die Differenzen zwischen der Konjugation der Infusorien und der Kopulation der Gregarinen scheinen auf den ersten Blick vielleicht größer, lassen sich aber darauf zurückführen, dass bei den Infusorien die Schwärmerbildung insofern rudimentär geworden ist, als die Schwärmer das Stadium selbständiger Zellen überhaupt

1) Verworn's Vergleichung (1890, p. 459) der Befruchtung der Difflugien mit derjenigen der Infusorien wurde nicht bestätigt (Schaudinn, 1896, p. 83).

nicht mehr erreichen. Der Vortragende glaubt daher, dass die Konjugation der Infusorien, ebenso wie die ovogame Kopulation aus der isomikrogamen Kopulation hervorgegangen ist."

Bis so weit Lühe; ich könnte seine Meinung nicht besser wiedergeben und deshalb habe ich das lange Zitat aus dem Sitzungsberichte aufgenommen. Diese Ableitung wäre recht gut denkbar; allein sehr vollkommen kann ich den von Lühe hervorgehobenen Parellelismus doch nicht finden. Auch ist nicht ersichtlich, dass und weshalb die Sporenbildung bei den Infusorien rudimentär geworden wäre. Deshalb hat auch diese Ableitung mich nicht ganz befriedigen können und möchte ich hier eine andere Erklärung der partiellen Karyogamie der Infusorien geben. Dabei muss ich nachdrücklich hervorheben, dass dieselbe nicht ganz neu ist. Der Grundgedanke wurde schon von Boveri (1892, p. 480—81) veröffentlicht[1]). Doch hat seine Deutung anscheinend wenig Anklang gefunden; ich fand dieselbe beinahe nirgends erwähnt.

AUG 28 1907 LIBRARY

Ich will bei meinem Erklärungsversuch ausgehen von der totalen Verschmelzung erwachsener Individuen, von Lühe (1902, p. 4) als Isomakrogamie bezeichnet, also von einer Befruchtung ohne vorhergehender Sporenbildung. Ich tue dies, weil doch auch bei den Infusorien die Befruchtung zwischen erwachsenen Individuen stattfindet; dann auch, weil diese Befruchtungsweise mir mit Lühe eine einfache primitive erscheint, während ihr gegenüber die Verbindung der Befruchtung mit typischer Mikrogametenbildung schon einen mehr komplizierten Zustand darstellt[2]). Und, obwohl weniger häufig als die Befruchtung durch Sporen (Isomikrogamie, Lühe) ist die Isomakrogamie doch genügend verbreitet, so dass wir ihr hohes Alter, namentlich aber ihr Auftreten bei den Stammformen der Infusorien annehmen dürfen. Aus der Literatur kenne ich folgende Beispiele der Isomakrogamie. Bei den Flagellaten: *Ceratium* (Zederbauer, 1904), *Noctiluca* (Doflein 1901 a), *Monas vivipara* (Prowazek, 1903 p. 207), *Herpetomonas* und *Bodo lacertae* (Prowazek, 1904 a, p. 440 und 1904 b, p. 28; bei letzterer Art ge-

1) Dass Boveri diese Frage in seinem Referate über Befruchtung behandelt hatte, war mir leider noch nicht bekannt, als ich meine Anschauungen über diesen Punkt im April 1905 auf dem „Nederlandsch Natuur- en Geneeskundig Congres" vorgetragen habe.

2) Da bei den Infusorien der Mikronukleus zwei Reduktionsteilungen aufweist, erscheint es sehr gut möglich, dass bei ihren Stammformen eine Teilung in vier verhältnismäßig kleine Individuen, die dann jede einen reduzierten Kern besaßen, der Befruchtung voranging. Erst später würden dann diese Zellteilungen verloren gegangen sein, so dass nur die Reduktionsteilungen der Mikronuklei übrig bleiben. Von diesem letzteren Stadium möchte ich ausgehen, um eine unnötige Komplikation zu vermeiden; und ich darf dies auch tun, weil jetzt schon von Flagellaten Reduktionsteilungen bekannt sind, welche nicht von Zellteilungen begleitet werden (Schaudinn 1903, p. 550, Prowazek, 1904 b, p. 13 u. 26.

ringe Heterogamie), *Trichomonas intestinalis* und *Lamblia intestinalis* (Schaudinn, 1903, p. 550, Anmerkung), vielleicht auch *Ciliophrys* (Bütschli, 1887—89, Taf. 39 Fig. 18). Nach älteren, durchaus nicht einwandsfreien Beobachtungen kommen dazu noch: *Bodo angustatus* (Cienkowsky), *Bodo caudatus* (Kent), *Cercomonas, Tetramitus rostratus, Monas Dallingeri* und *Dallingeria Drysdali* (Dallinger und Drysdale, 1873, 74, 75; vgl. Bütschli, 1887—89, p. 782 und Prowazek 1904 b, p. 17). Ein Beispiel der Isomakrogamie bei den Heliozoa ist *Actinophrys sol* (Schaudinn, 1896).

Das Vorkommen der Isomakrogamie ist also, soweit bis jetzt bekannt, auf die Flagellaten und die ihnen vielleicht sehr nahe stehenden Heliozoen beschränkt. Aber darunter sind sehr verschiedene Flagellaten und das ist hier vor allem wichtig, weil wir doch sehr wahrscheinlich die Infusorien von Flagellaten ableiten müssen[1]).

Als primitiver Typus der Befruchtung, von welchem wir die Konjugation der Infusorien ableiten können, glaube ich demnach folgenden Vorgang annehmen zu dürfen: zwei normale, erwachsene, wenn auch oft kleine Individuen vereinigten sich vollständig zu einem Individuum mit einem Kerne; der Verschmelzung gingen zwei Reduktionsteilungen[2]) der Kerne voraus und es folgte der Befruchtung sehr bald eine Zweiteilung der Zygote, wie z. B. jetzt bei *Actinophrys sol* die Regel ist. Diesen Befruchtungsvorgang habe ich in schematischer Weise in Fig. A darzustellen versucht. Sehr wichtig war für diese Frage auch die Schilderung, welche Prowazek von *Bodo lacertae* gegeben hat. Dieser Flagellat nähert sich in den Kernverhältnissen, besonders in der Entwicklung eines Geschlechtskernes bei der Befruchtung, durch das Vorkommen zweier Reduktionsteilungen und auch dadurch, dass bisweilen eine totale Karyogamie erwachsener Individuen auftritt, dem hier gedachten Ausgangszustand der Infusorienbefruchtung. Auf die Ähnlichkeit mit den Infusorien hat Prowazek schon hingewiesen (1904 b, p. 26).

---

1) Rhumbler (1898, p. 73, 80) erwähnt eine der Befruchtung mindestens sehr ähnliche Verschmelzung erwachsener Individuen bei *Euglypha* und *Difflugia*. Er meint deshalb, dass die Doppelschalen, welche bei mehreren Thecamoebae und Filosa gefunden worden sind, ihre Entstehung einer Kopulation verdanken und führt mehrere Gründe für diese Ansicht auf. Nach neueren Mitteilungen von Schaudinn (1903, p. 556) liegt hier aber nirgends Befruchtung vor, sondern diese Doppeltiere sind nur Monstrositäten, welche entstehen, wenn bei plastogamisch verbundenen Individuen Knospenteilung stattfindet. Die typische Befruchtung, mit Reduktionsteilungen u. s. w., findet zwischen kleinen Gameten statt.

2) Ich nehme deren zwei an, weil diese Zahl, lange schon als wahrscheinlich betrachtet, jetzt von Prandtl und Goldschmidt tatsächlich konstatiert worden ist; vgl. Prandtl, 1905, p. 146.

Die Stammformen der Infusorien werden wohl sicher eine viel einfachere Organisation besessen haben, als die jetzigen Infusorien

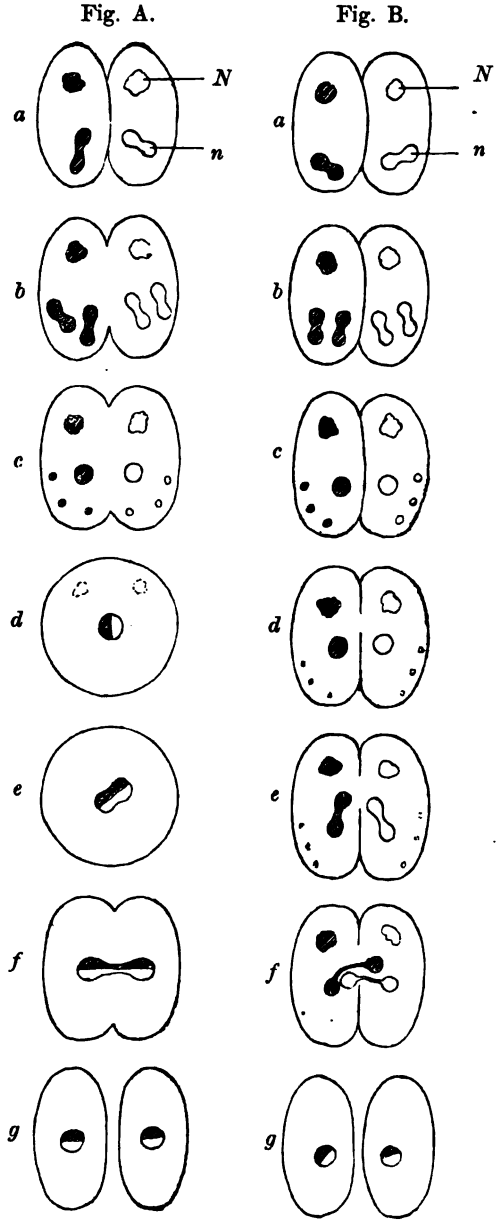


Fig. A.

Schematische Darstellung des Befruchtungsvorganges, wie ich ihn für die Stammformen der Infusorien annehme.

a Die Kopulanten legen sich gegeneinander; erste Reduktionsteilung des Geschlechtskernes.

b Zweite Reduktionsteilung.

c Mit reduzierten Vorkernen.

d Verschmelzung derselben.

e Teilung des Synkaryon, welche die der Befruchtung folgenden Zweiteilung der Zygote einleitet.

f Diese Teilung ist weiter vorgerückt.

g Dieselbe ist vollendet.

Der Geschlechtskern ist mit *n*, der vegetative Kern mit *N* bezeichnet.

Fig. B.

Schematische Darstellung des Befruchtungsvorganges bei den Infusorien. Die Stadien der Kernprozesse, welche denen der Fig. A entsprechen, sind mit denselben Buchstaben bezeichnet worden:

a, *b*, *c* wie bei Fig. A.

d Wegen der ungenügenden Verschmelzung der Plasmakörper kann die Vereinigung der Vorkerne zum Synkaryon nicht stattfinden.

e Kernteilung, welche der Teilung des Synkaryon im Stadium *e* der Fig. A entspricht.

f Die geringe Verschmelzung der Zellen gestattet doch den Austausch der Wanderkerne, so dass die Karyogamie stattfinden kann.

g wie bei Fig. A.

beinahe alle aufweisen. Bei diesem einfachen Bau der Stammformen braucht die Verschmelzung ihrer Körper bei der Befruch-

tung nicht besonders viel Zeit beansprucht zu haben. Aber je komplizierter der Bau allmählich wurde, desto größere Umwandlungen mussten mit dieser Verschmelzung zusammengehen und desto mehr Zeit müsste im allgemeinen auch die totale Vereinigung der Kopulanten in Anspruch nehmen. Namentlich werden das Cilienkleid und die Pellicula bei ihrer zunehmenden Differenzierung einen immer langsameren Verlauf der Verschmelzung bedingt haben. Auch Teile des Peristom, Membranellen etc. müssten dabei resorbiert werden. Denn die Vereinigung der beiden Kerne zu einem Synkaryon erscheint, soweit jetzt ersichtlich ist, erst möglich, wenn schon eine ausgedehnte Verschmelzung der Zellkörper zustande gekommen war.

Die Kernprozesse, hier die Reduktionsteilungen der Mikronuklei, brauchten aber nicht in ähnlicher Weise von der zunehmenden Komplikation im Baue der Tiere beeinflusst zu werden und ein weniger schneller Verlauf dieser Teilungen erscheint durchaus keine notwendige Folge der weniger schnellen Verschmelzung der Zellkörper. Dabei muss man beachten, dass sich beim Mikronukleus, wegen seiner Spezialisierung zum Geschlechtskerne, eine größere Unabhängigkeit gegenüber dem Zellkörper erwarten lässt, als bei solchen Zellen, wo kein so typischer Geschlechtskern vorkommt[1]).

Als natürliche Folge der zunehmenden Komplikation im Baue der Stammformen der Infusorien lässt sich demnach erwarten, dass die beiden Reduktionsteilungen schon vollendet waren zu einer Zeit, wo die Zellkörper noch bei lange nicht in genügender Ausdehnung verschmolzen waren, um die Vereinigung der beiden Kerne, vergleichbar den Vorkernen bei der totalen Karyogamie, zu gestatten (Fig. *B d*). Es wäre nun sehr gut möglich gewesen, dass die Kerne der beiden Kopulanten dann in Ruhe blieben, bis die Verschmelzung der Zellkörper genügend weit vorgerückt war, um ihre Vereinigung zu gestatten. Aber andererseits darf doch auch die Annahme, dass die Kerne darauf nicht warteten, in ihren Konsequenzen verfolgt werden. Ich habe oben die Voraussetzung angenommen, dass ursprünglich der Verschmelzung der Kopulanten bald eine Zweiteilung der dabei gebildeten Zygote folgte. Nehmen wir also an, dass die Kerne nicht auf die Verschmelzung warteten, dann würde eine neue Kernteilung sich einleiten, nämlich diejenige Kernteilung, welche zur ersten Teilung der Zygote gehörte (Fig. *A*, *B*, *e*) Zuerst wird dieselbe noch größtenteils nach der Befruchtung voll-

1) Der doppelte Kernapparat kann schon weit zurückliegenden Stammformen, bei denen die Karyogamie noch eine totale war, eigen gewesen sein, wenn auch vielleicht in einer etwas anderen Form, wie neuere Befunde bei Flagellaten und andere Protisten beweisen. Man vgl. Schaudinn, 1904, p. 387, Prowazek, 1904 a, p. 440 und 1905, p. 356 und Goldschmidt, 1904, besonders p. 139, und 1905, p. 113, 114.

zogen worden sein, aber je langsamer die Verschmelzung der beiden Kopulanten fortschritt, je mehr näherte diese Kernteilung sich ihrer Vollendung, bevor die Kernverschmelzung stattfinden konnte (Fig. *B, e f*). Und so kam es allmählich noch vor der Befruchtung zu einer Teilung der beiden reduzierten Vorkerne, also zu einer dritten Teilung der Geschlechtskerne. Dass die Geschlechtskerne der Infusorien sich sehr selbständig zu teilen vermögen, geht auch daraus hervor, dass bei diesen Protozoen allgemein noch wieder eine vierte Teilung derselben vor der Befruchtung eingeleitet wird. Denn diese Kerne erreichen schon wieder das Stadium des Spirem oder Aster, bevor die Wanderkerne die stationären Kerne erreichen [1]). Es ist ersichtlich, dass wir hier mit einer Kernteilung zu tun haben, welche nicht gänzlich auf die Befruchtung wartet, und die doch früher wohl sicher erst nach derselben fiel; hier wird also eine ähnliche Verschiebung angebahnt, wie ich zur Erklärung der dritten Kernteilung angenommen habe.

Auch bei der Metazoenbefruchtung fehlen analoge Fälle nicht ganz. So fängen die beiden Vorkerne bei *Ascaris* schon an sich zu teilen, bevor sie sich berühren. Ich glaube also, die bei den Infusorien allgemein auftretende dritte Kernteilung der Mikronuklei, durch welche die Spaltung der reduzierten Kerne in Wanderkern und stationären Kern zustande kommt, erklären zu dürfen als eine Folge der Verzögerung, welcher die Verschmelzung der beiden kopulierenden Individuen durch die zunehmende Komplikation ihrer Organisation ausgesetzt wurde. Dadurch fand die Kernverschmelzung nicht mehr im normalen Augenblick (Stadien *c, d*, Fig. *A*), sondern immer später statt (Stadien *f, g*, Fig. *B*). Von Bedeutung mag dabei die Ausbildung spezialisierter Geschlechtskerne, der Mikronuklei, gewesen sein, wodurch vielleicht der ruhige Fortschritt der Kernteilungen, unabhängig von der Kernverschmelzung oder von der Vereinigung der beiden Zellkörper, gefördert wurde. Hierdurch fiel das Stadium mit nur einem Kerne, einem Synkaryon aus, welches für die totale Karyogamie oder Kopulation typisch ist (Stadium *d*, Fig. *A*).

Mit der Vollendung der dritten Kernteilung war aber ein ganz anderer Zustand geschaffen. Zur Bildung eines einzigen Synkaryon, der im Verschmelzungsgebiete der beiden Kopulanten liegt, erscheint eine ausgedehnte Vereinigung der letzteren eine Bedingung. Aber sobald in jedem Individuum der reduzierte Vorkern sich geteilt

1) Maupas, 1889, p. 429. Diese Kernteilung führt zur Bildung zweier Kerne in jedem der Exkonjuganten. Sie steht in unmittelbarer Beziehung zur Rekonstruktion des doppelten Kernapparates. Sehr deutlich ist dies bei *Colpidium colpoda*, bei welcher diese zwei Kerne sich direkt zu einem Makronukleus und einem Mikronukleus entwickeln (vgl. Maupas, p. 241). Vgl. auch Hertwig, 1889, p. 185, Taf. 4, Fig. 26.

hatte (die dritte Teilung, Fig. *B*, Stadium *e, f*), war eine Kernvereinigung bei viel geringerer Verschmelzung der Zellkörper möglich. Denn es brauchte nicht mehr ein Kern in der Verschmelzungszone der Kopulanten gebildet zu werden, sondern es entstanden bei der Kernvereinigung jetzt zwei Kerne, die jeder an einer Seite der Verschmelzungszone, also jeder in einem der Kopulanten, ihren Platz finden konnten. Von den beiden Teilprodukten der Vorkerne wurde das eine zum stationären Kerne, das andere zum Wanderkerne. Und da ein Austausch der letzteren auch bei sehr geringer Verschmelzung der Zellkörper stattfinden kann, wurde die Befruchtung durch die Verschiebung der dritten Kernteilung bis ganz vor der Bildung des Synkaryon vom Maß der Zellverschmelzung unabhängig.

So entstand ein Stadium im Befruchtungsvorgang, auf welchem zwei, nur erst ziemlich unvollständig vereinigte Individuen schon jede ihren neuen, befruchteten Kern enthielten (ein Stadium zwischen *f* und *g* der Fig. *B*). Die Notwendigkeit einer weiteren Ausdehnung der Verschmelzung der Zellkörper bestand jetzt nicht mehr. Die beiden schon vorhandenen Kerne werden einer solchen sogar entgegengearbeitet haben, denn sie entsprechen den beiden Kernen, welche bei den Stammformen bei der bald auf die Kopulation folgenden Zweiteilung entstanden und diese Teilung einleiteten (Fig. *A*, Stadium *e, f, g*). Unter ihrem Einflusse lässt sich also eine Teilung der erst im Anfang ihrer Bildung stehenden Zygote erwarten). Die Teilungsebene stand vielleicht im Anfang, bei ausgedehnterer Vereinigung der Kopulanten, mehr oder weniger schräg zur Verschmelzungsebene. Aber die Verschmelzung der Zellkörper wurde wohl, wenn sie nicht mehr in ausgedehnterem Maße notwendig war, unter dem Einflusse der steigenden Komplikation der Organisation immer geringer. Und wenn die Befruchtung schon bei geringer Verschmelzung stattfand, können wir nur erwarten, dass die neue Teilungsebene zwischen den beiden bei der Befruchtung entstandenen Kernen hindurch und annähernd durch das Verschmelzungsgebiet der beiden Kopulanten gelegt wurde. Sie trennte dadurch die beiden letzteren wieder ab.

Demzufolge gaben die beiden Kopulanten ihre Selbständigkeit nicht mehr auf. Die Kopulation der Stammformen war in die Konjugation übergegangen. Die Organellen konnten, soweit dieselben nicht schon zu weit resorbiert waren, erhalten bleiben; dies kann vorteilhaft gewesen sein, da die Tiere dadurch viel schneller die normale Organisation wieder erreichen konnten. Bekanntlich

---

1) Die neuen Kerne darf man nicht ohne weiteres betrachten als Mikronuklei, die vielleicht nur einen geringen Einfluss auf die vegetativen Vorgängen im Zellkörper ausüben. Denn aus ihnen geht sehr bald der neue Makronukleus hervor.

ist die Ausdehnung, welche die Verschmelzung erreicht, eine sehr verschiedene[1]). Da nun eine sehr geringe Verschmelzung für den Kernaustausch ausreicht, wie *Paramaecium*[2]) und *Euplotes* beweisen, erscheint eine größere Ausbreitung derselben, wie sie z. B. die Oxytrichen aufweisen, überflüssig. Letzteres deutet darauf hin, dass sich bei den Stammformen wirklich eine noch ausgedehntere Verschmelzung vollzog, die jetzt rudimentär geworden ist und, wie oft in solchen Fällen, sich als ziemlich variabel erweist. Dies stimmt also mit einer Ableitung der Konjugation aus der Kopulation (Isomakrogamie). Ich muss hierzu noch bemerken, dass ich also zwar eine ausgedehntere Verschmelzung als primitiv, eine sehr geringe als am meisten vom ursprünglichen Geschehen abweichend betrachte, aber doch nicht die totale Verschmelzung der Vortizelliden als primitiv deuten kann. Die Teilung der reduzierten Kerne in einen Wanderkern und einen stationären Kern beweist, dass wir für die Vortizelliden die typische Konjugation der übrigen Infusorien als den Ausgangszustand betrachten müssen. Auch hier hat Maupas (1889) schon zweifellos die richtige Deutung der Befunde gegeben.

Bei *Euplotes* und bei den Mikrogameten von *Vorticella* und *Carchesium* gehen nicht drei, sondern vier Teilungen der Mikronuklei der Befruchtung voraus. Maupas hat in überzeugender Weise an den Details der Kernprozesse bewiesen, dass davon die erste Teilung neu hinzugekommen ist. Dieselbe führt zur Bildung zweier Mikronuklei und von da ab verläuft der Befruchtungsvorgang genau so, wie bei den Infusorien mit zwei Mikronuklei. Man muss hier annehmen, dass die zweite und dritte Teilung die Reduktionsteilungen sind und dass danach nur noch eine Teilung vor der Befruchtung stattfindet. Auch hier trifft also die oben erörterte Ableitung der Kernteilungen bei der Konjugation zu. Die vorhergehende, überzählige Kernteilung erlaubt nicht den Schluss, dass die Zahl der Reduktionsteilungen bei den Infusorien variabel ist[3]).

Die Ableitung der Konjugation der Infusorien, welche ich hier zu geben versucht habe, ist gewiss nicht imstande, alle Besonderheiten derselben zu erklären. So gibt sie keine Erklärung für die Variationen, welche bei den der Befruchtung folgenden Kernteilungen auftreten. Aber diese Kernteilungen dienen nur dazu, den normalen Bau des Kernapparates, der bei der Befruchtung verloren ging, wieder herzustellen; sie sind eine Begleiterscheinung der Befruchtung, gehören aber nicht zum Befruchtungsprozesse selbst und eine

1) Maupas, 1889, p. 417.

2) Hertwig, 1889, p. 166; Klara Hamburger, 1904, p. 217.

3) Conform Maupas, 1889, p. 338, 364, 377 und 422; Hamburger, 1904, p. 227; man vgl. Ziegler, 1904, p. 165—166.

Erklärung derselben, sowie ihrer Variabilität ist denn auch sehr wahrscheinlich nicht in der partiellen Karyogamie zu finden.

Aber meine Auffassung gibt doch, hoffe ich, eine einfache, nicht zu sehr hypothetische Erklärung davon, unter welchen Einflüssen und in welcher Weise sich die Konjugation der Infusorien aus der Kopulation erwachsener Individuen allmählich entwickelt haben kann. Nämlich vor allem als Folge der zunehmenden Komplikation im Baue dieser Protisten, und vielleicht begünstigt durch die große Unabhängigkeit der spezialisierten Geschlechtskerne.

Die hier vertretene Ansicht deckt sich nun namentlich in der Deutung der dritten Kernteilung, das ist der gleich nach den Reduktionsteilungen kommenden Teilung in stationären Kern und Wanderkern, mit einer schon 1892 von Boveri durchgeführten Vergleichung der Konjugation der Infusorien mit der Befruchtung der Metazoen. So schreibt Boveri (1892, p. 480): . . . „so zeigt ein tieferes Eindringen, dass die fragliche letzte Kernteilung des konjugierenden Infusoriums („das ist die dritte Teilung") doch einer bestimmten Teilung bei der Befruchtung der Metazoen entspricht, dass sie nämlich, gemeinsam mit der entsprechenden Kernteilung des anderen Paarlings, der Teilung des ersten Furchungskerns gleichzusetzen ist. Eine Überlegung, wie sich die Konjugation der ziliaten Infusorien entwickelt haben kann, scheint mir unweigerlich zu dieser Konsequenz zu führen. Denn so, wie wir den Konjugationsprozess jetzt ablaufen sehen, kann derselbe unmöglich entstanden sein. Der Austausch der Kerne zwischen zwei partiell verschmolzenen Zellen ist ein so komplizierter Vorgang, dass derselbe ohne Zweifel eine lange Vorgeschichte voraussetzt; und wenn man sich nun fragt, auf welche einfache Zustände diese zurückgehen kann, so wird man als den Anfang wohl nichts anderes als eine vollkommene Verschmelzung zweier Individuen mit darauf folgender Teilung betrachten können." Im übrigen sei auf Boveri's Arbeit p. 480—484 hingewiesen. Über die Gründe, welche zu einer solchen Umbildung des Befruchtungsvorganges haben führen können, hat er sich nicht ausgesprochen. Boveri hat als primitiven Typus die Befruchtung bei *Noctiluca* herangezogen, wie Ischikawa dieselbe geschildert hat. Es hat sich herausgestellt, dass Ischikawa's Darstellung sehr wahrscheinlich nicht richtig ist; aber deshalb braucht auch Boveri's Gedankengang noch nicht ganz unrichtig zu sein, wie Klara Hamburger meint (1904, p. 227). Wohl muss ich zugeben, dass hier ein schwacher Punkt auch in meiner Deutung vorliegt. Das Auftreten nur einer Teilung der Zygote unmittelbar nach der Befruchtung ist durchaus keine verbreitete Erscheinung. Bei *Actinophrys sol* kommt dieselbe meist vor; wie schon oben, S. 48, bemerkt wurde, scheint sie hier dazu

zu dienen, die bei der Kopulation verdoppelte Körpergröße wieder auf das gewöhnliche Maß zu reduzieren, oder vielleicht die Proportion zwischen Kern- und Körpergröße zu regulieren; denn bei sehr kleinen Zygoten bleibt die Teilung aus, bei großen Zygoten folgt bisweilen eine Teilung in vier Individuen[1]). Dass die Teilung bei *Actinophrys* nicht konstant ist, ist keine Schwierigkeit. Sie braucht dies bei den Stammformen der Infusorien auch nicht gewesen zu sein, sondern kann erst später, wegen der Bedeutung, welche sie für die Umbildung des Befruchtungsvorganges besaß, fixiert worden sein. Bei den Flagellaten kenne ich nur folgende Fälle, wo auf die totale Karyogamie eine Zweiteilung folgt: *a* nach der Autogamie bei *Trichomastix lacertae;* die Zweiteilung ist nicht konstant, sie kann ganz unterbleiben oder auch von noch einer oder mehr Teilungen gefolgt werden (Prowazek, 1904 b, p. 15); *b* bei *Trichomonas intestinalis* folgt auf die Verschmelzung zweier erwachsener Tiere eine Teilung des Synkaryon in zwei oder mehr Tochterkerne (Schaudinn, 1903, p. 550); *c* bei *Polytoma* teilt die Zygote sich manchmal in zwei Teile (Prowazek, 1903, p. 207). Ich kenne aber, wenn wir von der geringen Verbreitung dieser Erscheinung absehen, keine Gründe, welche gegen unserer vorausgesetzte Teilung der Zygote unmittelbar nach der Befruchtung angeführt werden könnten. Und dass wir, wenn wir dieselbe annehmen, in einfacher Weise die Konjugation der Infusorien von der typischen Kopulation ableiten können, mag für die Berechtigung dieser Annahme sprechen.

Gegen meine Ableitung der Konjugation ließ sich noch einwenden, dass bei *Entamoeba coli* (vergl. S. 48) auch eine Kernteilung zwischen den Reduktionsteilungen und der Kernverschmelzung eingeschaltet ist, während bei diesem sehr niedrig organisierten Protozoon doch eine Verlangsamung der Zellverschmelzung zur Erklärung dieser Teilung kaum herangezogen werden kann. Man muss hierbei aber beachten, dass diese Form mit den Infusorien anscheinend nicht näher verwandt ist und also nur eine analoge Umbildung der totalen Karyogamie vorliegt, welche unter gänzlich verschiedenen Umständen als bei den Infusorien stattfindet und also durch andere Einflüsse hervorgerufen sein kann.

H. E. Ziegler hat in seinem interessanten Vortrag über das zoologische System im Unterricht (1904, p. 166, namentlich die Anmerkung 10) auch die Frage der Ableitung der Konjugation der Infusorien berührt. Seine Auffassung stimmt in mehrerer Hinsicht

1) Ich möchte noch darauf hinweisen, dass die Reduktionsteilungen der Kerne hier nicht mit einer Teilung der Zellkörper zusammengehen, und dass also der Befruchtung bei den Infusorien und bei *Actinophrys* keine Teilungen direkt vorangehen, welche die Körpergröße der sich befruchtenden Individuen erheblich herabsetzen würden.

mit der meinigen überein. Doch kann ich ihn nicht ganz beipflichten. Erstens kann ich nicht mit Ziegler den Befruchtungsvorgang der Vortizelliden als primitiv deuten, wie schon S. 56 hervorgehoben wurde. Zwar gebe ich Ziegler gerne zu, dass auch bei sonst in mancher Hinsicht sekundär abgeänderten Formen, wie die Peritrichen, die Befruchtung noch wohl in einer ursprünglichen Weise vorgehen könnte, aber mir scheint, dass Maupas in überzeugender Weise den sekundären Charakter der totalen Verschmelzung dieser Tiere dargelegt hat. Auch kann ich nicht alles zugeben, was Ziegler über die Zahl der Kernteilungen bemerkt, nämlich dass diese Zahl so veränderlich ist, dass sie keine große morphologische Bedeutung besitzen kann. Demgegenüber muss ich betonen, dass dies zwar im allgemeinen bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse richtig erscheint, dass aber eben bei den Infusorien diejenigen Kernteilungen, welche in unmittelbarer Beziehung zur Befruchtung stehen, der Zahl nach nicht variieren; es sind zuerst zwei Reduktionsteilungen und dann die Teilung in stationären Kern und Wanderkern. Die anderen Kernteilungen, auch die bei *Euplotes* und den Vortizelliden auftretende Zweiteilung des Mikronukleus vor den Reduktionsteilungen, stehen nicht in direkter Beziehung zur Befruchtung, sondern dienen zur Bildung des doppelten Mikronukleus. Die Zahl der Reduktionsteilungen ist zwei; sie variiert bei den Infusorien, soweit bis jetzt ersichtlich ist, nicht, wie aus den glänzenden Darlegungen Maupas' zweifellos hervorgeht. Ich glaube, dass es ein großer Vorzug der von Boveri zuerst befürworteten und hier von mir vertretenen Erklärungsweise der Konjugation ist, dass die eigentümliche dritte Kernteilung vor der Befruchtung eine Erklärung findet.

Es scheint mir, dass die oben erwähnte Auffassung von Lühe diese letztere Kernteilung der Infusorien, welche zwischen den Reduktionsteilungen und der Befruchtung eingeschaltet ist, nicht in einer ähnlich befriedigenden Weise zu erklären vermag. Bei den Sporozoen folgt die Befruchtung, soweit ich aus der neueren Literatur über diese Protozoenklasse ersehe, unmittelbar auf die Reduktionsteilungen oder die damit wahrscheinlich vergleichbaren Kernprozesse; die mit der Gametenbildung verknüpften Kernteilungen gehen anscheinend der Kernreduktion voraus und somit wurden durch eine rudimentäre Sporen-(Gameten)bildung nur Kernteilungen, welche vor den Reduktionsteilungen stattfinden, niemals aber eine zwischen diese letzteren Teilungen und die Befruchtung eingeschaltete Teilung eine Erklärung finden. Allerdings sind die Reduktionsteilungen der Makrogameten, welche sich am ersten sicher als solche deuten lassen, hier nicht von großer Bedeutung, weil man bei denselben die gänzliche Unterdrückung einer ehemals der Reduktion folgenden Mikrogametenbildung annehmen könnte.

Und bei der Mikrogametenbildung scheinen die Reduktionsteilungen oft nicht deutlich hervorzutreten. Die bei *Adelea ovata*, *Klossia helicina* und *Legerella nova* vorkommende Vierteilung der Mikrogametozyten unmittelbar vor der Befruchtung, entspricht aber vielleicht den Reduktionsteilungen (vergl. Pérez, 1903, p. 8; Doflein, 1901, p. 118; Siedlecki (1899).

Man könnte sich noch fragen, weshalb die partielle Karyogamie, wenn dieselbe wirklich in der oben angegebenen, einfachen Weise aus der Kopulation entstanden ist, sich nicht öfters, auch außerhalb der Klasse der Infusorien entwickelt hat. Damit sind wir auf rein theoretischem Boden angelangt und ich kann auf diese Frage nur mit Vermutungen antworten. Ich möchte dann aber darauf hinweisen, dass eine Teilung in nur zwei Individuen unmittelbar nach der Befruchtung, ziemlich selten zu sein scheint. Wo die Zygote sich in Sporen auflöst, wie bei *Noctiluca* und *Bodo lacertae*, erscheint die Ausbildung der typischen Konjugation weniger leicht möglich. In den meisten Fällen aber sind die Schwierigkeiten, welche bei komplizierter gebauten Protozoen der totalen Karyogamie entgegentreten würden, dadurch aufgehoben, dass der Befruchtung eine Bildung kleiner, einfacher gebauten Gameten vorangeht (Radiolarien?, Foraminiferen, Sporozoen, Volvocineen). Bei anderen Formen, bei welchen keine ähnliche Gametenbildung auftritt, wie bei *Actinophrys sol* und *Actinosphaerium* und einigen Flagellaten, geht mit der Befruchtung ein längeres Ruhestadium zusammen.

Wir dürfen aber bei tierischen Flagellaten, von welchen die Infusorien noch am ehesten abgeleitet werden können, das Vorhandensein der Bedingungen voraussetzen, welche für die Entstehung der Konjugation der Infusorien auf dem oben dargelegten Wege notwendig erscheinen. Unter diesen Formen gibt es solche, bei welchen die Kopulation zwischen erwachsenen Individuen stattfindet, bei welchen schon typische Reduktionsteilungen der Kerne auftreten, welche nicht mit einer Körperteilung verknüpft sind, wodurch die Körpergröße der Kopulanten sehr erheblich herabgesetzt werden könnte. Und es gibt dabei auch Formen, bei welchen unmittelbar auf die Befruchtung eine zweiteilung der Zygote folgt, allerdings bisweilen auch eine Teilung in vier oder noch mehr Individuen. Und bei diesen Flagellaten zeigt bisweilen auch der Kernapparat eine größere Ähnlichkeit mit demjenigen der Infusorien (vergl. S. 51).

Literaturverzeichnis.

Boveri, Th. (1892). Befruchtung, in: Merkel und Bonnet, Ergebnisse, V. 1, p. 386—485.

Bütschli, O. (1887—1889). Protozoen, in: Bronn, Class. Ordn., V. 1, 2. Aufl.

Dallinger, W. H. and Drysdale, J. (1873). Further Researches into the Life History of the Monads, in: Monthly Microsc. Journal, V. X, p. 245—249.

— and Drysdale, J. (1874). Ibid., in: Monthly Microsc. Journal, V. XI, p. 7—10, 69—72, 97—103.

— and Drysdale, J. (1874). Continued Researches into the Life History of the Monads, in: Monthly Microsc. Journal, V. XII, p. 261—269.

— and Drysdale, J. (1875). Further Researches into the Life History of the Monads, in: Monthly Microsc. Journal, V. XIII, p. 185—197.

Doflein, F. (1901 a). Studien zur Naturgesch. d. Protozoen, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat., p. 1—60.

— (1901 b). Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. Jena, G. Fischer.

Goldschmidt, R. (1904). Die Chromidien der Protozoen, in: Arch. f. Protistenkunde, V. 5, p. 126—144.

— (1905). Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen, in: Zool. Jahrb., V. 21, Anat., p. 41—134.

Hamburger, Klara (1904). Die Konjugation von *Paramaecium bursaria* Focke, in: Arch. f. Protistenkunde, V. 4, p. 199—239.

Hertwig, R. (1887). Konjugation Infusorien, in: Abh. k. bayer. Akad. Wiss., math. phys. Klasse, V. 17, p. 153—233.

Ischikawa, C. (1891). Vorläufige Mitteilungen über die Konjugationserscheinungen bei den Noctiluceen, in: Zool. Anz., V. 14, p. 12—14.

Lang, A. (1901). Lehrb. vergl. Anat., 2. Aufl.; *Protozoa*, Jena. G. Fischer.

Lühe, M. (1902). Über Befruchtungsvorgänge bei Protozoen, in: Schr. phys. ök. Ges. Königsberg i. Pr., 43. Jahrg., S.B. p. 3—6.

Maupas, E. (1889). Le Rajeunissement karyogamique chez les Ciliés, in: Arch. Zool. expér. gén., V. 7 (2), p. 149—517.

Pérez, Ch. (1903). Le Cycle évolutif de *l'Adelea mesnili*, in: Arch. f. Protistenkunde, V. 2, p. 1—12.

Prandtl, H. (1905). Reduktion und Karyogamie bei Infusorien, in: Biol. Centralbl., V. 25, p. 144—151.

Prowazek, S. (1903). Flagellatenstudien, in: Arch. f. Protistenkunde, V. 2, p. 195—212.

— (1904 a). Die Entwickelung von *Herpetomonas*, in: Arb. kais. Gesundheitsamt, V. 20, p. 440—452.

— (1904 b). Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten, in: Arb. kais. Gesundheitsamt, V. 21, p. 1—39.

— (1905). Studien über Säugetiertrypanosomen I, in: Arb. kais. Gesundheitsamt, V. 22, p. 351—395.

Rhumbler, L. (1898). Zelleib-, Schalen- und Kernverschmelzungen b. d. Rhizopoden und deren wahrscheinliche Beziehungen zu phylog. Vorstufen d. Metazoenbefruchtung, in: Biol. Centralbl. V. 18, p. 21, 33, 69, 133.

Schaudinn, F. (1896). Über die Kopulation von *Actinophrys sol* Ehrbg., in: S.B. k. pr. Akad. Wiss. (Berlin), p. 83—89.

— (1903). Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden, in: Arb. kais. Gesundheitsamt, V. 19, p. 547—576.

— (1904). Generations- und Wirtswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochaete*, in: Arb. kais. Gesundheitsamt, V. 20, p. 387—439.

Siedlecki, (1899). Étude cytologique . . . de *Adelea ovata* Schneider, in: Ann. Inst. Pasteur, V. 13, p. 169—192.

Verworn, M. (1890). Biolog. Protistenstudien, in: Ztschr. wiss. Zool., V. 50, p. 443—467.

Wolters, M. (1891). Konjugation und Sporenbildung bei Gregarinen, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 37, p. 99—138.

Zederbauer, E. (1904). Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Ceratium hirundinella*, in: Berichte deutsch. bot. Ges., V. 22, p. 1—8.
Ziegler, H. E. (1904). Das zoologische System im Unterricht, in: Verh. deutsch. Zool. Ges. zu Tübingen, p. 163—180.

Die Begründung zweier neuer Süfswasserforschungsstationen im Auslande.

Mitteilung von Dr. Otto Zacharias (Plön).

Nachdem sich ganz notorisch die Tatsache herausgestellt hat, dass die Durchforschung der binnenländischen Seen, Teiche, Tümpel und Moorlachen, wenn sie konsequent fortgesetzt wird, keineswegs so wenig lohnend ist, als früher ziemlich allgemein angenommen wurde — so kann es nun nicht mehr wundernehmen, dass man auch in anderen Ländern allgemach auf den Gedanken kommt, besondere Stationen für Süßwasserstudien zu errichten. In Nordamerika sind gegenwärtig schon zwei Dutzend solcher Institute in Tätigkeit, in Russland deren vier, in Norwegen, England, Frankreich, Italien und Dänemark je eine. Dazu kommt demnächst noch eine belgische, welche an einen großen Teich in der Nähe der Universitätsstädte Gent und Löwen ihren Standort erhalten wird. Das Stationsgebäude selbst ist beim Dorfe Overmeire-Donck errichtet, besitzt zwei Stockwerke und hat 100 qm Grundfläche. Um das Zustandekommen dieser kleinen Anstalt hat sich namentlich Prof. Rousseau vom kgl. Museum in Brüssel Verdienste erworben. Dieser Herr wird auch die Leitung der dort zu betreibenden Forschungen übernehmen, wie verlautet. Es handelt sich in Overmeire-Donck um ein teichähnliches Wasserobjekt, welches zum Gegenstande fortgesetzter limnobiologischer Studien gemacht werden soll, so dass man nun auch die Lebensverhältnisse eines seichteren Wasserbeckens zu erforschen Gelegenheit haben wird, während bisher — wie z. B. auch in Plön — es vornehmlich größere und tiefere Seen sind, welche zur Exploration gelangten.

Eine andere Süßwasserstation, solid gebaut und trefflich ausgestattet, wird demnächst auch Mailand besitzen. Sie befindet sich auf dem Terrain der Simplonausstellung und wird dort als Schauobjekt während der ganzen Dauer der am 1. April 1906 zu eröffnenden Esposizione del Sempione figurieren. Im Gegensatz zu den übrigen ringsherum stehenden Gebäuden ist die in Form einer Rotunde errichtete Station von dauerhafter Bauart, und wenn die Mailänder Ausstellung am 31. Oktober 1906 geschlossen worden sein wird, sollen die ephemeren Hallen und Industrietempel baldigst verschwinden, wogegen die Forschungsstation an ihrem Orte im Norden der Stadt verbleibt, um ihrer Funktion zu dienen. Der präsumtive Leiter derselben, Prof. S. Mazzarelli, wird dort

namentlich auch Studien über Fischkrankheiten betreiben und bakteriologische Experimente (Impfungsversuche) vornehmen.

Eine andere italienische Süßwasserstation befindet sich zu Rom in dem Gebäude des ehemaligen Acquario romano auf Piazza Manfredo Fanti und ist dem Prof. Decio Vinciguerra unterstellt. Aus dieser Station sind bereits eine Reihe interessanter Arbeiten über Copepoden, Wassermilben und Ostrakoden des römischen Gebiets hervorgegangen.

Ich bemerke zum Schluss, dass ich beide Stationen, die in Mailand sowohl wie die in Rom befindliche unlängst besucht habe, so dass ich aus eigener Anschauung zu urteilen vermag.

Von seiten eines spanischen Gelehrtenkomitees wird, wie aus sicherer Quelle verlautet, auch für Marokko eine Station geplant, welche sowohl für Süßwasser als auch für Meeresforschungen eingerichtet sein soll. Die Vorarbeiten dazu sind schon im Gange und die leitenden Persönlichkeiten bereits bestimmt.

Ein schwimmendes Laboratorium für marine Biologie.

Mitteilung von Dr. Otto Zacharias (Plön).

Amerika ist das Land großer und zeitgemäßer Unternehmungen auch auf dem Gebiete der Wissenschaft und ihrer Methodik. Davon gibt aufs neue der Umstand Zeugnis, dass für die biologischen Studien in Zoologie und Botanik am Hartforder Trinity College zu Beginn nächsten Sommers (1906) ein Dampfer bereit stehen wird, welcher passende Räumlichkeiten für wissenschaftliche Arbeiten enthalten und auch mit den nötigen Fangutensilien ausgerüstet sein soll, welche zur Vornahme ozeanographischer, physiologischer, embryologischer und histologischer Arbeiten erforderlich sind. Außerdem werden geschulte Präparatoren, Zeichner und Photographen auf die bezüglichen Exkursionen in See mitgenommen, damit dieselben sofort an Ort und Stelle seltenere Organismen konservieren oder abbilden. Natürlich wird man auch die geeignetsten Dredschen, sowie Horizontal- und Vertikalnetze für die Gewinnung des Planktons an Bord des in Rede stehenden Forschungsdampfers vorfinden. —

Es ist beabsichtigt, an den einzelnen Stationen, welche man anzulaufen gedenkt, immer etwa für einen Monat Anker zu werfen und die betreffende Umgebung zum Gegenstande eingehender Untersuchungen zu machen. Es ist dies offenbar ein sehr aktuelles und im Interesse der Wissenschaft mit Freuden zu begrüßendes Unternehmen — dies um so mehr, als es auch ausländischen jungen Forschern nicht verwehrt sein soll, an diesen lehrreichen Ausflügen in den westlichen Teil des Atlantischen Ozeans teilzunehmen. Es

handelt sich dabei auch nicht um ein vorübergehendes Unternehmen, sondern um eine dauernde Institution, welche mit dem Trinity College zu Hartford (Conn.) verbunden sein soll.

Seine erste Tour wird das Schiff nach den Bahamainseln machen. Dann will man in nördlicher Richtung kreuzen und verschiedene Hafenorte besuchen, deren Lage für Studienzwecke geeignet erscheint. Die Wahl der Bahamainseln ist besonders dadurch gerechtfertigt, dass dieselben am Beginn des Golfstromes und speziell da liegen, wo er zwischen Florida und Cuba durchkommt. Er enthält auf dieser Strecke Myriaden von Organismen, die teils vom Äquator, teils aus dem mexikanischen Meerbusen herstammen. Dazu kommt, dass das Klima jener Inselgruppe warm, aber nicht heiß ist, so daß es sich sehr gut zur Vornahme geistiger Arbeiten schickt. Auch sind die Bewohner dort ehrlich und treuherzig, so dass der Reisende in dieser Hinsicht sehr angenehme Verhältnisse antrifft. — Vielleicht übt dieses neue amerikanische Studienprojekt auch auf manchen Leser des „Biol. Centralblattes" seine Anziehungskraft aus, um ihn zu bestimmen, mit Erlaubnis des bezüglichen Komitees an einer der geplanten Fahrten teilzunehmen.

H. Molisch. Die Lichtentwickelung in den Pflanzen.

Kl. 8. 32 Stn. Leipzig. Joh. Ambrosius Barth. 1905.

Herr M. hat seine Studien über „leuchtende Pflanzen" in einem bei Fischer in Jena 1904 erschienenen Buche niedergelegt. Das vorliegende Schriftchen, ein Abdruck seines auf der Naturforscherversammlung zu Meran gehaltenen Vortrags, gibt die wichtigsten Tatsachen in kurzer Darstellung wieder.

Nachdem J. F. Heller i. J. 1842 die Ansicht ausgesprochen hatte, dass das Leuchten fauler Hölzer von einem auf dem Holze wuchernden Pilz herrühre, und später das Gleiche für faulendes Fleisch, Fische u. s. w. nachgewiesen hatte, ist es jetzt allgemein anerkannt, dass die Erscheinung von Bakterien und Fadenpilzen herrührt. M. wies nach, dass Leuchten von Fleisch viel öfter auftrittt, als man gemeiniglich annimmt; er konnte es bei Proben von Rindfleisch in 89, bei Pferdefleisch in 65% aller untersuchten Fälle nachweisen. Das Bact. phosphoreum gehört daher zu den verbreitetsten Bakterien. Ebenso häufig konnte er das Leuchten verwesender Blätter nachweisen: es ist ihm jedoch nicht gelungen, den Pilz festzustellen, welcher die Erscheinung hervorruft; neben dem Bact. phosphor. (Cohn) fand er noch ein Mycelium X, wie er es vorläufig nennt, welche das Leuchten des Holzes hervorrufen. M. bespricht dann die Ernährungs- und Wachstumsbedingungen dieser Pilze nach Beijerinck's und seinen eignen Untersuchungen. Neben den erforderlichen Nährstoffen gehört immer auch freier O zum Hervorrufen des Leuchtens. Während das Leuchten der Pflanzen dauernd ist, tritt bekanntlich die Lichterzeugung bei niederen Tieren nur infolge von Reizen ein und steht bei den höheren unter dem Einfluss des Nervensystems. Die spektroskopische Untersuchung ergab ein nach dem violetten Ende sehr ausgedehntes Spektrum, dessen größte Intensität ins Grün fällt. In den intensivsten Spektren konnte M. die Farben grün, blau, violet unterscheiden. Mit Hilfe von Keimlingen konnte er auch heliotropische Wirkungen nachweisen. R.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVI. Bd. 1. Februar 1906. № 3.

Inhalt: Schimkewitsch, Die Mutationslehre und die Zukunft der Menschheit (Fortsetzung). — Schneider, Das Wesen des Psychischen. — Rosenthal, Bemerkungen zu dem Aufsatz des Herrn K. C. Schneider „Das Wesen des Psychischen".

Die Mutationslehre und die Zukunft der Menschheit.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von M. Schimkewitsch.

(Fortsetzung.)

III.

Bezüglich der Frage, welche Merkmale plötzlich auftreten können, wird uns durch ein Gebiet Aufschluss gegeben, dessen theoretische Bedeutung immer mehr und mehr heranwächst, nämlich die Teratologie. Mit der zunehmenden Entwickelung der experimentellen Embryologie hört die Teratologie zusehends auf, eine rein beschreibende Disziplin zu sein, als welche sie noch vor kurzem erschien. Alle jene Bahnen, welche die teratologischen Abweichungen einschlagen, sind gleichzeitig die Wege der Mutation.

In der Tat können die Vermehrung der Zahl von Organen und das Verschwinden dieser letzteren, das Verschmelzen gleichartiger Organe, die Hemmungen in der Entwickelung, die Hypertrophie von Organen, der Atavismus sowie einige progressive Erscheinungen, die Übertragung von Merkmalen eines Geschlechts auf das andere, der wahre Hermaphroditismus und andere Anomalien und Missbildungen, die Doppelmissbildungen nicht ausgeschlossen, alle durch Mutation entstehen und zu einem spezifischen Merkmale werden.

Die Beispiele der Entstehung von Merkmalen, welche auf eine numerische Vermehrung der Organe hinauslaufen sowie deren

Verschwinden, wurden bereits oben besprochen; wir werden uns jetzt mit Beispielen anderer Art beschäftigen.

Die durch Verschmelzung gleichartiger Organe entstandenen Organe sind recht bekannt. Hierzu gehören z. B. das unpaare Auge der Copepoden, welches nach Claus (1891) durch Verschmelzung dreier Ocellen entstanden ist, wobei diese letzteren bei einigen Formen getrennt und sogar vollständig isoliert bleiben; ebenso das unpaare zusammengesetzte Auge der Cladoceren, welches natürlich phylogenetisch durch Verschmelzung zweier zusammengesetzter Augen entstanden ist. Es sind Fälle bekannt, wo die Organe einer Seite miteinander verschmelzen, so z. B. die Vereinigung der Schmelzorgane bei den Zahnanlagen von verschiedenen Generationen, wie dies bei den Cetaceen anzutreffen ist, ferner bei dem Lamantin (Kükenthal, 1896) und den Eichhörnchen (Adloff, 1898). Ebenso wurde auch das Verschmelzen zweier Anlagen zur Bildung einer Zitze bei dem Pferde beobachtet (Profé, 1898).

Es ist jedoch nicht klar, inwiefern auf diese Fälle die Hypothese angewandt werden kann. Das ontogenetische Verschmelzen der Schmelzanlagen und Zitzenanlagen erfolgt allmählich, nachdem dieselben einzeln angelegt worden sind. Ebenso allmählich hat sich wahrscheinlich auch das Verschmelzen der Ocellen bei den Copepoden und der zusammengesetzten Augen bei den Cladoceren vollzogen, obgleich andererseits die Erscheinung anormaler Cyclopie bei den Wirbeltieren vollständig plötzlich entsteht.

Ich kann demnach kein Beispiel für ein solches Verschmelzen, welches wir als unbedingt plötzlich ansehen müssen, finden, obgleich diese Möglichkeit für einige der angeführten Fälle andererseits nicht geläugnet werden kann.

Durch die Übertragung sekundärer Geschlechtsmerkmale eines Geschlechts auf das andere, oder den sogenannten äußerlichen Hermaphroditismus, können wir unter anderem das Auftreten von Geweihen bei den Rentierweibchen erklären und dieses Merkmal, sowie andere ähnliche Merkmale, sind ebenso plötzlich aufgetreten wie auch ähnliche anormale Abweichungen plötzlich auftreten.

Bezüglich des Hermaphroditismus der Gonaden können wir bis jetzt nicht mit Bestimmtheit aussagen, ob derselbe eine primäre Erscheinung darstellt, oder bei den Metazoa aus der Getrenntgeschlechtlichkeit entstanden ist.

Die Kolonien von *Volvox* sind bald hermaphroditisch, bald getrenntgeschlechtlich, je nach der Spezies. Ebenso finden sich auch bei den niederen Metazoën getrenntgeschlechtliche Formen neben hermaphroditischen. Allein wir können in bezug auf einige spezielle Fälle behaupten, dass der Hermaphroditismus hier durch Variierung aus der Getrenntgeschlechtlichkeit infolge Trennung und Differenzierung der Genitalanlage in zwei Teile, einen männ-

lichen und einen weiblichen, entstanden ist. Dieser Art ist wahrscheinlich die Entstehung sowohl des anormalen wie auch des normalen Hermaphroditismus bei den Wirbeltieren (bei *Myxine*, *Serranus* u. a. m.), ebenso wie auch in einigen anderen Fällen, für welche wir bisweilen eine passende Erklärung besitzen, bisweilen aber auch nicht.

In bezug auf die Cirripedien und Bryozoën wird wohl kaum ein Zweifel darüber bestehen können, dass der Hermaphroditismus hier im Zusammenhange mit der festsitzenden Lebensweise entstanden ist, wobei das Vorhandensein von rudimentären oder supplementären Männchen bei den Cirripedien darauf hinweist, dass die hermaphroditischen Individuen durch Modifikation aus den Weibchen entstanden sind. Wie eine solche Entstehung vor sich gehen konnte, zeigen die Beobachtungen von Pedaschenko an *Lernaea* (1896).

Bei *Lernaea*, wie auch bei anderen parasitischen Copepoden (Schimkewitsch, 1895), differenziert sich die Genitalanlage sehr früh in Gestalt von vier Zellen. Nach Analogie mit *Sagitta* wird man annehmen können, dass zwei derselben männliche, die zwei anderen weibliche Zellen darstellen. Von Pedaschenko ist nachgewiesen worden, dass diese Zellen späterhin zu je zwei miteinander verschmelzen. Der Prozess des Verschmelzens ist wahrscheinlich identisch mit demjenigen der Phagocytose, wobei bei den Männchen die männlichen, bei den Weibchen die weiblichen Zellen die Oberhand behalten. Ein analoger Prozess ist früher von Balbiani (1885) für *Chironomus* beschrieben worden, wo eine Verschmelzung zweier Gruppen von Zellen der Genitalanlage stattfindet, wobei eine jede dieser Gruppen anfänglich vier und nach der Verschmelzung zwei Zellen enthält.

Pedaschenko betrachtet diesen Prozess mit vollem Rechte als die Offenbarung eines Hermaphroditismus in statu nascendi. Wenn nach der Teilung der Anlage eine weitere Entwickelung einer jeden von ihren Hälften vor sich ginge, so würde ein hermaphroditisches Individuum entstehen, allein so weit ist die Sache bei den Copepoden und *Chironomus* noch nicht gediehen.

Diese Beobachtungen berechtigen uns zu dem Ausspruch, dass der Hermaphroditismus durch eine bereits im Keime erfolgte Teilung der Genitalanlage entstehen kann. Ein anscheinend unbedeutender Prozess — die Teilung eines kleinen Häufchens von Zellen der Genitalanlage bei dem Keime — kann sich bei dem erwachsenen Individuum durch die Abänderung einer ganzen Reihe primärer und sekundärer Merkmale geltend machen.

Es sei darauf hingewiesen, dass hermaphroditische Formen wiederum zu getrenntgeschlechtlichen Formen werden können: die kürzlich von Fuhrmann (1904) beschriebene getrenntgeschlecht-

liche Cestode (*Dioicocestus acotylus*) werden wir wohl kaum für eine primäre Form halten dürfen. Es erscheint wahrscheinlicher, dass diese Form aus einer hermaphroditischen entstanden ist, obgleich wir uns in dem angegebenen Falle mit voller Anschaulichkeit vorstellen können, wie dieser Prozess durch das allmähliche Verschwinden der männlichen Organe bei den einen, der weiblichen bei den anderen Individuen vor sich geht. Allein auch hier wird man nicht die Möglichkeit eines plötzlichen Auftretens des getrennten Geschlechts durch das Verschmelzen der männlichen und weiblichen Genitalanlage in den Anfangsstadien der Entwickelung läugnen können. Mit anderen Worten, in dem gegebenen Falle könnten wir uns einen Prozess vorstellen, welcher das Gegenteil von demjenigen Prozesse darstellt, dessen Möglichkeit wir zur Erklärung einiger Fälle von Hermaphroditismus zugelassen haben.

Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet erscheinen die sogenannten plötzlichen Abänderungen durchaus nicht so plötzlich, wie dies den Anschein hat. Bei dem Keime können sie sich langsam und sukzessive vorbereiten, allein in der Organisation des erwachsenen Individuums erst dann zur Geltung kommen, wenn sie eine bestimmte Intensität und eine gewisse Grenze erreicht haben. Allein auch diejenigen Vorgänge, welche bei dem Keime stattfinden, können wir nur dann beobachten, wenn der Prozess sich auf die Zellen selbst ausdehnt; so lange er sich jedoch in dem Dunkel des molekulären Baues der Genitalzelle abspielt, bleibt er für unsere Beobachtung unzugänglich[1]). Indem wir diese letztere Seite der Frage unberücksichtigt lassen, können wir den allgemeinen Grundsatz aufstellen, dass alle Mutationen das Ergebnis von Abänderungen sind, welche in den Geschlechts- und Keimzellen vor sich gehen, allein es ist sehr wohl möglich, dass die allerschroffsten Mutationen durch äußerst geringfügige Abänderungen hervorgerufen werden können. Es wird uns wahrscheinlich mit der Zeit gelingen genauer festzustellen, welcher Periode des Lebenszyklus die durch Mutation hervorgerufenen Veränderungen und welcher Periode die durch Flexuation bedingten Veränderungen angehören. So ist es z. B. wohl möglich, dass die Veränderungen, welche bei der Reifung der Genitalzellen, während der Reduktion, während der Befruchtung

1) Schwalbe (1898) unterscheidet mit bezug auf den Zeitpunkt des Auftretens folgende Variationen: gonogene Variationen, d. h. solche, welche in Abhängigkeit von den Entwickelungsbedingungen der Genitalzellen entstehen; gamogene Variationen, d. h. solche, welche von den Bedingungen der Reduktion und der Befruchtung abhängig sind; endlich embryogene Variationen, d. h. solche, welche während des embryonalen und larvalen Lebens entstehen. In bezug auf die Erblichkeit unterscheidet er die ontogenen von den phylogenen Variationen, welch letztere zu der Bildung von Arten führen. Den Grund dafür aufzufinden, warum ontogene Variationen zu phylogenen werden — bildet die Aufgabe der Zukunft.

oder überhaupt in frühen Perioden des Lebenszyklus vor sich gegangen sind, zu schärfer ausgesprochenen Variationen führen, als diejenigen Veränderungen, welche in späteren Perioden des embryonalen Lebens eingetreten sind und zu geringfügigeren Variationen führen; diejenigen Veränderungen hingegen, welche der erwachsene Organismus erleidet, haben gar keine Wirkung auf die erblichen Eigenschaften der Nachkommenschaft. Einstweilen wird man über alles dieses nur Vermutungen aussprechen können.

IV.

Die Frage über die Entstehung von Artmerkmalen durch Entwickelungshemmungen oder sogar infolge von Atavismus, wie sie von de Vries und vorher schon von Reid (1898) berührt worden ist und von Rosa und Plate in dieser Zeitschrift besprochen wurde, kann durch recht zahlreiche Beispiele aus dem Tierreiche illustriert werden; dabei kommt dieser Frage eine ganz ungeheure Bedeutung für die phylogenetischen Konstruktionen zu. Durch die Möglichkeit der Existenz von Formen, welche unter der allgemeinen Bezeichnung von neotenischen Formen zusammengefasst werden, wird diese Frage schon von vornherein entschieden. Man braucht nur anzunehmen, dass der Axolotl für immer die Fähigkeit zur Verwandlung in die Amblystomaform verloren habe, um ein ausgezeichnetes Beispiel für die Entstehung einer neuen Form durch einen Stillstand in der Entwickelung zu geben. Selbstverständlich können wir nicht mit Sicherheit behaupten, dass einige andere geschwänzte Amphibien auf die gleiche Weise entstanden sind, wie dies von einigen Autoren vorausgesetzt wurde, allein wir können diese Möglichkeit auch nicht läugnen. In gleicher Weise spricht vieles für eine Entstehung der Rotatorien und einiger anderer Formen durch Neotenie.

Überhaupt gibt es wahrscheinlich viel mehr neotenische Formen als wir vermuten. Die kürzlich von Goldschmidt (1905) angestellten Untersuchungen an *Amphioxides* Gill. haben diesen Autor zu der Überzeugung geführt, dass wir es hier mit einer primären Form zu tun haben; den Beweis hierfür erblickt er in der asymmetrischen Anlage der Kiemenspalten und des Mundes bei der Larve von *Branchiostoma*, welche demnach die gleichen Verhältnisse wiederholt, wie sie bei *Amphioxides* für das ganze Leben beibehalten werden.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass einige Züge von *Amphioxides*, wie z. B. das Fehlen einer Peribranchialhöhle, einen primären Charakter tragen, allein man wird wohl kaum der Asymmetrie seines Baues, welche bis zum Vorhandensein nur einer Reihe von Kiemenspalten auf der Bauchseite führt, die gleiche Bedeutung beimessen können.

Meiner Ansicht nach kann *Amphioxides* vielmehr als eine neotenische Form aufgefasst werden. Die Ursachen der Asymmetrie in der Lage der Organe bei der *Branchiostoma*-Larve, eine Asymmetrie, welche sich auf *Amphioxides* vererbt hat, müssen dagegen anderer Natur sein.

Unter den Acrania haben wir die Gattung *Asymetron*, unter den Enteropneusten — *Ptychodera asymmetrica*, wo die Gonaden nur auf der einen Seite entwickelt sind, allein wir können einstweilen noch nicht sagen, wodurch dieses Verhalten hervorgerufen wird. Schon der Umstand allein, dass der branchiale Abschnitt bei *Amphioxides* die Bauchseite einnimmt, bei den Enteropneusten, Tunicaten und *Branchiostoma* dagegen die Rückenseite, weist darauf hin, dass in der Organisation von *Amphioxides* der sekundäre Charakter vorwiegt.

V.

Neben einer solch vollständigen, d. h. alle Organe umfassenden Hemmung in der Entwickelung, kann auch eine teilweise Entwickelungshemmung stattfinden und die Bedeutung eines spezifischen Merkmals erhalten, d. h. eine Hemmung, welche irgend eines der Organe oder ein Organsystem allein betrifft.

Mir erscheint in dieser Hinsicht die Gruppe der Gymnophiona als ganz besonders lehrreich. In Anbetracht dessen, dass der Embryo der Gymnophiona eine Anlage der hinteren Extremitäten besitzt (Sarasin, 1884—1886), wird man vermuten können, dass diese Gruppe aus Amphibien hervorgegangen ist, welche Extremitäten besaßen, und überhaupt einen gemeinsamen Ursprung mit den übrigen Amphibien hat. Allein wir finden in der Organisation dieser Gruppe eine Reihe von Merkmalen, welche nicht allein bei den übrigen Amphibien fehlen, sondern sogar mit denen der Ganoiden und Selachier verglichen werden müssen.

Hierzu gehört z. B. der Bau des Urogenitalsystems des Männchens der Gymnophiona. Als Merkmal äußerst niederer Organisation erscheint das Vorhandensein kleiner Schuppen in der Haut, welche in besonderen ringförmigen Säckchen liegen; diese Säckchen betrachtete Gegenbaur als das Resultat einer Verschmelzung der einzelnen Taschen, welche anfänglich eine jede Schuppe besonders umschlossen, wie wir dies bei den Cycloid- und Ctenoidschuppen der Fische sehen können.

Um diese wie auch viele andere Eigentümlichkeiten zu erklären, kann man drei verschiedene Wege einschlagen und drei verschiedene Voraussetzungen machen, und zwar:

1. Die Gymnophiona entstanden selbständig aus niedriger stehenden Formen und zwar unabhängig von den übrigen Amphibien.

2. Die Gymnophiona haben sich zu einer Zeit von den

Amphibien abgetrennt, als letztere noch diese Merkmale niederer Organisation besaßen.

3. Die Gymnophiona trennten sich von den Amphibien ab, nachdem letztere bereits ihre wahren charakteristischen Merkmale erlangt hatten, worauf sie ihre Eigentümlichkeiten durch Entwickelungshemmung oder vielleicht sogar durch Rückschlag erwarben.

Mir scheint die dritte dieser Voraussetzungen die größte Wahrscheinlichkeit zu besitzen. In der Tat — wollen wir die Dipnoër oder aber gewisse Ganoiden, und zwar die Crossopterygii, für die Vorfahren der Amphibien inkl. die Gymnophiona ansehen — so finden sich doch in der Organisation dieser letzteren solche Züge, wie wir sie nur noch bei den Selachiern oder gar bei den Cyclostomen antreffen, dagegen weder bei den Dipnoërn noch bei den Ganoiden.

Hierzu gehört zum Beispiel die metamere Anordnung der Metanephridialkanälchen in dem vorderen Teile der Niere bei den Gymnophiona. Man wird voraussetzen müssen, dass die Gymnophiona sich unmittelbar von den Selachiern abgesondert haben, oder aber dass sie sich von den übrigen Amphibien zu der Zeit trennten, als diese letzteren noch einige Merkmale der Selachier an sich trugen.

Indessen werden wir vom Gesichtspunkte der dritten Voraussetzung aus die viel wahrscheinlichere Auffassung zulassen müssen, dass die Gymnophiona solche Merkmale (wie z. B. die metamere Anordnung der Metanephridialkanälchen) beibehalten haben, welche auch den heute lebenden Amphibien im Embryonalzustande eigentümlich sind.

Das Auftreten einiger Merkmale infolge Abweichung der Embryonalentwickelung nach irgend einer Richtung, hatte bereits E. Geoffroy-St.-Hilaire zugegeben, welcher auf die Möglichkeit eines Auftretens von Merkmalen „caractères heureux“ und „funestes“ bei dem Embryo hinwies, und bemüht war, auf dieser Grundlage die Entstehung der Organisation der Vögel aus derjenigen der Reptilien zu erklären. Wenn wir auch gegenwärtig die Ansichten St.-Hilaire's über diesen Gegenstand nicht in vollem Umfange teilen können, so müssen wir doch die Entstehung einiger in morphologischer Hinsicht sogar sehr wichtiger Merkmale auf dem embryonalen Stadium zugeben müssen.

So wissen wir z. B., dass bei den Schlangen und schlangenähnlichen Eidechsen nur eine Lunge zur Entwickelung gelangt, und zwar in der erdrückenden Mehrheit von Fällen die rechte Lunge. Bei einigen Arten dagegen (z. B. bei *Scincus*) ist im Gegenteil gerade die linke Lunge entwickelt. Müssen wir nun unvermeidlich voraussetzen, die Evolution dieser beider Gruppen von Reptilien wäre unabhängig von denjenigen Formen vor sich gegangen, welche

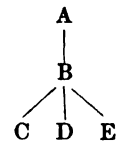
beide Lungen besitzen? Natürlich brauchen wir dies nicht vorauszusetzen, sondern wir können annehmen, dass die Formen mit linker Lunge aus dem Grunde entstanden sind, weil bei einem Embryo mit Anlage beider Lungen aus irgend einem Grunde nicht wie dies gewöhnlich der Fall ist die linke, sondern die rechte Lunge rückgebildet wurde, und nicht die rechte, sondern umgekehrt die linke Lunge zur Entwickelung gelangte.

Sind unsere Betrachtungen begründet, so haben wir es mit dem Beispiel eines Organs (der rechten Lunge) zu tun, welches einer Rückbildung unterlegen ist und später von neuem zur vollen Entwickelung gelangt ist. Die Beobachtungen von Greil (1905) veranlassen uns anzunehmen, dass die paarige Anlage sowohl der Lunge als auch der Schwimmblase als die normale zu betrachten ist. Bei den Knochenfischen entwickelt sich aus dieser paarigen Anlage die linke, bei *Amia* und *Ceratodus* die rechte Schwimmblase. Indem wir im gegebenen Falle die gleiche Reflexion anwenden wie im vorhergehenden Falle, könnten wir immerhin die Fische mit rechter Schwimmblase für die Vorfahren der Fische mit linker Schwimmblase ansehen oder umgekehrt, um so mehr als nach den Beobachtungen von Rowntree (1903) der Ductus pneumaticus bei den Erythrinidae und Characinidae bald rechts, bald links vom Darme liegt.

Jedenfalls können diejenigen Organe, welche bei dem Embryo in Gestalt eines provisorischen Rudiments auftreten, bei dem erwachsenen Organismus zur vollen Entwickelung gelangen und zu funktionierenden Teilen desselben werden.

Kehren wir nunmehr zu der Frage über die Entstehung von Merkmalen durch Entwickelungshemmung zurück.

Nehmen wir an, die Form A hätte der Form B ihren Ursprung gegeben, diese letztere dagegen den Formen C, D und E, wie dies auf dem beigegebenen Schema angegeben ist, so kann die Form E, trotzdem sie ebenso wie auch die Formen C und D von B abstammt, dennoch Merkmale besitzen, welche auf Spuren niedriger Organisation hinweisen, demnach nicht der Form B, sondern ausschließlich der Form A eigentümlich sind.



Dieses müssen wir bei unseren phylogenetischen Konstruktionen im Auge behalten und wir werden bisweilen die Aufeinanderfolge der Formen nicht sowohl auf Grund einer Vergleichung erwachsener Formen untereinander, sondern auf Grund einer Vergleichung der

erwachsenen Form einer jüngeren Spezies mit der larvalen oder embryonalen Form einer älteren Spezies feststellen können.

Allein wir können logischerweise auch noch weiter gehen. Nehmen wir an, die Form B in dem angeführten Schema hätte, nachdem sie C, D und E von sich abgegeben hat, in ihrer Entwickelung dank der allgemeinen Tendenz zu einer Verkürzung dieser letzteren, gerade diejenigen älteren Merkmale eingebüßt, welche bei E erhalten geblieben sind. Diese durch ein reales Beispiel allerdings schwer zu erläuternde Voraussetzung enthält an und für sich nichts Unwahrscheinliches, allein die dabei resultierende Komplikation ist so bedeutend, dass deren Lösung völlig unmöglich werden könnte. Die von der Form B abstammende Form E kann sich im Besitz von Merkmalen erweisen, welche weder der erwachsenen Form B, noch deren Larve oder Embryo eigentümlich sind. Allein dasselbe Resultat wird auch erzielt, wenn wir die Entstehung von Merkmalen durch Atavismus zugeben; lassen wir nun aber andere Formen der Evolution durch Mutation zu, so haben wir nicht das geringste Recht, die Möglichkeit einer atavistischen Form von Mutation von der Hand zu weisen.

Selbstverständlich ist es in den meisten Fällen unmöglich, die Frage zu beantworten, ob wir es mit einem durch Atavismus entstandenen Merkmal oder aber mit einem Merkmal zu tun haben, welches noch zu einer Zeit, wo die gegebene Phase in dem normalen Lebenszyklus eingeschlossen und noch nicht dank dem Prinzip der Entwickelungsverkürzung aus demselben ausgeschieden worden war, durch Entwickelungshemmung entstanden ist.

Für die Lösung der Frage, ob der Atavismus bei der Entstehung neuer Arten eine Rolle spielen kann, können wir die Analogie mit den Haustieren oder überhaupt mit solchen Tieren zu Hilfe nehmen, welche für Experimente verwendbar sind. Fast alle Biologen, welche Kreuzungen verschiedener Arten und Rassen angestellt haben, weisen auf eine Tendenz der Hybriden und Mestizen zum Atavismus hin; wofür Mendel eine durchaus rationelle Erklärung gegeben hat. Diese Erscheinung wird übereinstimmend von allen Forschern vermerkt, welche an verschiedenen Rassen von Mäusen (Haacke, 1895; Guaita, 1898), an Ratten und Kaninchen (Bond, 1899), an Haustieren (Sansou) und an Schmetterlingen Versuche angestellt haben (Standfuß u. a.).

Diejenige Erscheinung, welche Ewart früher (1896) für eine Erscheinung der Telogonie bei der Kreuzung verschiedener Arten der Gattung *Equus* gehalten hatte, erkannte dieser Forscher später als einen Atavismus (1899). Wenn es uns z. B. möglich ist, durch Kreuzung zweier Arten der Gattung *Equus*, welche keine dunklen Streifen auf den Beinen haben, eine Nachkommenschaft mit solchen Streifen zu erzielen, so können wir, indem wir bei diesen Nach-

kommen die künstliche Auslese anwenden, eine neue Rasse mit gestreiften Beinen erhalten; diese Rasse wird dann ein Merkmal besitzen, welches durch Atavismus entstanden ist. Ebenso scheint es mir möglich, eine Pferderasse mit drei Zehen oder mit Hörnern zu erzielen[1]). Und was für die künstliche Auslese möglich ist, kann auch von der natürlichen Auslese geleistet werden.

Erweisen sich die Betrachtungen von Bardeleben (1886) und Emery (1895), nach welchen gewisse Knochen in der Extremität einiger Nager (z. B. *Pedetes* und *Batyergus*) einen praepollex und postminimus darstellen, als richtig, so frägt es sich in der Tat, ob wir dann voraussetzen müssen, dass sich bei diesen ziemlich weit voneinander stehenden Nagern Züge einer siebenstrahligen Extremität erhalten haben, während bei allen übrigen Nagetieren und den Säugetieren überhaupt diese Züge bereits in der ältesten Vorzeit verloren gegangen sind. Wäre es nicht einfacher und natürlicher, vorauszusetzen, dass die erwähnten Züge bei den genannten Nagern als ein Atavismus entstanden sind? Der postminimus konnte bei *Pedetes* durch eine Zweiteilung des os pisiforme entstanden sein, aber die Zweiteilung selbst stellt vom Standpunkt Bardeleben's und Emery's einen Prozess von atavistischem Charakter dar.

Die Entstehung der Luftröhrenknorpel, und zwar der Cartilago thyreoidea und epiglottis auf Kosten des 4., 5. und 6. Kiemenbogens und vielleicht auch der Knorpel des äußeren Ohres bei den Säugetieren auf Kosten des Hyoidbogens (nach Gegenbaur) bieten genau ebenso ein Beispiel dafür, dass die Natur für den Aufbau gewisser neuer Organe rudimentäre Überreste oder provisorische Organe verwendet. Das System der Kiemenbögen unterliegt bei den Anura einer starken Reduktion und bei den Reptilien einer

---

1) Die Hörner des Pferdes betrachtet Blanc (1895) als die Folge eines Hervorwachsens der Flügel des vorderen Sphenoidalknochens durch das Stirnbein, weist aber gleichzeitig auf das Vorhandensein eines besonderen Knorpels im Axenteil des Hornes hin; dieser Knorpel wird später ossifiziert und erinnert an das os cornu der Schafe. Nach der Voraussetzung von Lataste (1895) ist das knöcherne Gerüst der Hörner dermalen Ursprungs und in der Tat können die Hörner aus den Knochenstacheln der fossilen Reptilien (wie z. B. der Ceratopsidae), welche wahrscheinlich mit Hornfutteralen versehen waren, entstanden sein.

Das Vorhandensein mehrerer Paare von Hörnern und die Verschiedenheit in der Anordnung derartiger Gebilde auf dem Kopfe einiger solcher fossiler Reptilien sprechen ebenfalls zugunsten dieser Annahme, ebenso das Vorhandensein hornähnlicher Auswüchse bei einigen Chamaeleonarten. Das Männchen von *Chamaeleo werneri* besitzt drei Hörner, das Weibchen dagegen nur eines und bei *Ch. pfefferi* ist das Männchen mit zwei Hörnern ausgestattet (Tornier, 1899 und 1900). Allein in diesem Falle wäre der perichondrale Ursprung des os cornu beim Pferde unerklärlich.

Der atavistische Charakter der Hörner des Pferdes kann demnach nicht als bewiesen betrachtet werden, allein es wäre aller Wahrscheinlichkeit nach wohl möglich, Pferde zu züchten.

noch stärkeren Rückbildung. Es ist wohl möglich, dass die reptilienartigen Vorfahren der Säugetiere im erwachsenen Zustande ebenfalls dieses System in stark reduzierter Form besaßen. Bei den Säugetieren erhält das System der Kiemenbögen eine außerordentlich wichtige Bedeutung und weist einen wenn auch in anderer Richtung progressiven Charakter auf.

Derartige Beispiele, welche, wenn sie auch nicht unbedingte Beweise für die Möglichkeit erneuter fortschreitender Entwickelung eines provisorisch oder rudimentär gewordenen Organs darstellen, so doch immerhin für die Möglichkeit dieses Prozesses sprechen, sind in der vergleichenden Anatomie recht zahlreich vertreten.

VI.

Einige Merkmale, welche wir in bezug auf die betreffende Art mit vollem Rechte als progressive oder nach der Terminologie von Cunningham (1898) als progone bezeichnen dürfen, können ihrem Wesen nach das Ergebnis eines Stillstandes in der Entwickelung sein oder sogar einen atavistischen Charakter tragen. Ein sehr anschauliches Beispiel für derartige Merkmale bietet der Metopismus, oder der Nichtverschluss der Stirnnat bei den Menschen, was eine Paarigkeit des Stirnbeins zur Folge hat.

Nach den ausführlichen Angaben von Anutschin (1880) beträgt die Anzahl metopischer Schädel bei den Europäern bis über 8%, während sie bei den Australiern 0,6%, bei den Melanesiern und Mongolen 3—5% und bei den Malayen und Negern 1—2% nicht übersteigt. Bei den Anthropomorphen wird der Metopismus nur selten angetroffen (Schwalbe, 1904).

Die Paarigkeit des Stirnbeins ist, wenn sie auch kein unbedingt atavistisches Merkmal darstellt, dennoch auf eine Hemmung in der Entwickelung zurückzuführen und dabei auf einen Stillstand auf einem solchen Stadium, welches mit dem Verhalten bei den niederer stehenden Säugetieren vollständig übereinstimmt.

Da das prozentuale Verhältnis bei den höherstehenden Rassen wächst, repräsentiert der Metopismus ein progressives Merkmal, und dabei ein solches Merkmal, welches mit einer verstärkten Entwickelung der Großhirnhemisphären in gewissem Zusammenhange steht. Was diesen Zusammenhang betrifft, so glaube ich durchaus nicht, dass eine stärkere Entwickelung der Großhirnhemisphären den Metopismus hervorruft, indem sie das Verwachsen beider Stirnbeine verhindert. Wenn hier ein kausaler Zusammenhang vorliegt, so zeigt dieser Zusammenhang das Gegenteil: bei denjenigen Rassen, wo das Verwachsen der Stirnbeine verzögert wird, und welche stärker zum Metopismus neigen, konnte natürlicherweise eine stärkere Entwickelung der Hemisphären zustande kommen. Ebenso

kann man die Kultur der Menschheit nicht für die Ursache der Entwickelung der Hemisphären des Gehirns ansehen, sondern sie ist umgekehrt die Folge des Vorhandenseins von Rassen in der Natur, welche einer derartigen Entwickelung und folglich auch einer Kultur fähig sind.

Unter den Jägern herrscht die Ansicht, dass ein Paar überzählige Rippen am häufigsten bei denjenigen Haustierrassen angetroffen wird, welche am meisten zu raschem und ausdauerndem Laufen befähigt sind, d. h. bei den Windhunden und Trabern[1]). Cornévin und Lesbre (1897) haben nachgewiesen, dass das Variieren in der Zahl der Rippen und Wirbel allen Haustieren, am meisten aber den Schweinen eigentümlich ist. Die Annahme, dass die Windhunde und Traber in dieser Hinsicht den Vorzug haben, bedarf demnach noch der Bestätigung. Wenn dem aber auch so wäre und es bestände in der Tat ein Zusammenhang zwischen der Befähigung zu raschem und anhaltendem Laufen einerseits und einer für diese Bewegung so günstigen Vergrößerung des Brustkasten andererseits — so ist auch hier dieser Zusammenhang dem Verhalten, wie man es auf den ersten Blick voraussetzen könnte, direkt entgegengesetzt: ich glaube unter keinen Umständen, dass die Vermehrung der Rippenzahl durch das rasche und andauernde Laufen — als einer Bedingung für die Vergrößerung des Umfangs des Brustkastens — hervorgerufen worden ist, sondern dass umgekehrt diejenigen Individuen, welche die Tendenz zu einer Vermehrung der Rippenzahl und demgemäß auch zu einer Vergrößerung des Brustkastenumfanges besaßen, die größte Befähigung zu rascher und andauernder Fortbewegung erreicht haben. Jedenfalls ist eine Vermehrung der Rippenzahl bei den Säugetieren, wenn dies auch für einige Rassen vielleicht ein progressives Merkmal darstellt, dem Wesen nach dennoch ein atavistisches Merkmal.

(Schluss folgt.)

Das Wesen des Psychischen.

Von Karl Camillo Schneider, Wien.

Direkter Anlass zu diesen Zeilen, die ich übrigens schon seit einiger Zeit vorbereitet habe, wurde mir der Artikel: „Physiologie und Psychologie", den der Herausgeber dieser Zeitschrift, Herr Rosenthal, fast gleichzeitig mit meinem früheren Aufsatz: „Grundzüge der vergleichenden Tierpsychologie" publizierte. Im genannten Artikel kommen, wenn auch Herr Rosenthal sich

---

1) In dem Zoologischen Museum in Moskau befindet sich das Skelett des berühmten Trabers „Bytschok" aus dem Gestüte von Golochwastov mit einem überzähligen Rippenpaare.

nicht speziell gegen mich wendet, Anschauungen zur Sprache, die von den meinen ebenso fundamental differieren, wie die Ansichten Forels, gegen welche ich in den Grundzügen Stellung nahm. Es liegt hier solch weite Kluft in der Betrachtungsweise vor, dass Brückenbildung zwischen beiden Standpunkten ganz ausgeschlossen erscheint; entweder das Psychische ist Produkt des Physischen (Nervenvorgang) oder es hat existentiell gar nichts damit zu tun: beide Auffassungen lassen sich nicht versöhnen, denn die letztere wirft in ihren notwendigen Folgerungen vieles über den Haufen, was bis jetzt als ziemlich gesicherter Besitz unsrer wissenschaftlichen Weltanschauung galt. Zwar spricht Herr Rosenthal seine Ansichten immer mit Vorbehalt aus, betonend, dass die Annahme einer Spaltung der im Nervenvorgang sich äußernden Energie in zwei Komponenten: Leitung und psychischer Vorgang, bis jetzt nur Annahme sei; aber er hält die Spaltung doch für möglich und neigt derart zu einer physiologischen Erklärung des Psychischen, in der, meiner Ansicht nach, die Wurzel aller erkenntnistheoretischen Irrtümer liegt. Ich habe bereits in der Wiener Klinischen Rundschau 1905 Nr. 24, 26—29 (Der psychophysische Parallelismus) die gleiche Anschauung Ostwald's (in Vorlesungen über Naturphilosophie, pag. 396) aufs nachdrücklichste zurückgewiesen und will nun heute neue Gründe anführen, die, wie ich glaube, zur definitiven Lösung der Frage wesentlich beitragen werden.

Die Annahme einer existentiellen Unabhängigkeit des Psychischen vom Nervensystem ergibt sich schon von vornherein als notwendiges Postulat. Wäre das wahrgenommene Objekt, so wie es in unserem Bewusstsein auftritt, ein Produkt des Hirns, so stellte sich die Wahrnehmung als Wirkung, bedingt durch eine außerbewusste Ursache, durch Einflussnahme eines Dings an sich, auf unsere „Rezeptivität" (Kant) dar. Dieser Ansicht ist unter den Philosophen vor allem v. Hartmann und ebenso neigen ihr die Physiologen im allgemeinen zu, während Kant die Möglichkeit offen lässt, dass die Ursache einer Wahrnehmung innerlich, „ein bloßes Spiel unseres inneren Sinnes" sei, sich also vielleicht nicht „auf äußere Gegenstände als ihre Ursache" beziehe. Aber bereits Schopenhauer hat dargetan, dass es einfach ein Denkfehler ist, nach Ursachen unserer Wahrnehmung zu suchen und dass Kant seinen eignen Prinzipien untreu wurde, als er das Kausalitätsgesetz auf eine mögliche Beziehung unserer Bewusstseinsinhalte zu Dingen an sich (oder zu unbekannten inneren Ursachen) anwandte. Er sagt in Welt als Wille und Vorstellung: „Nun aber ist nach seiner (Kant's) eignen und richtigen Entdeckung das Gesetz der Kausalität uns a priori bekannt, folglich eine Funktion unseres Intellekts, also subjektiven Ursprungs; ferner ist die Sinnesempfindung selbst, auf welche wir hier das Kausalitätsgesetz anwenden,

unleugbar subjektiv; und endlich sogar der Raum, in welchen wir mittelst dieser Anschauung die Ursache der Empfindung als Objekt versetzen, ist eine a priori gegebene, folglich subjektive Form unseres Intellekts. Mithin bleibt die ganze empirische Anschauung durchweg auf subjektivem Grund und Boden, als ein bloßer Vorgang in uns, und nichts von ihr gänzlich Verschiedenes, von ihr Unabhängiges, lässt sich als ein Ding an sich hineinbringen, oder als notwendige Voraussetzung dartun." Um Dinge an sich „anschauen" zu können, müssten wir einen nicht durch die Kategorien bestimmten Verstand besitzen; wenn also irgendwie die Möglichkeit für uns bestünde, zu Dingen an sich zu gelangen, so müsste das ohne Vermittelung unserer an Raum, Zeit und Kausalität gebundenen Anschauung geschehen.

Diese Auseinandersetzung ist so klar und beweiskräftig, dass man sich eigentlich damit zufrieden geben könnte. Indessen haftet ihr eine schwache Seite an, sie betrachtet nämlich die ganze empirische Anschauung als eine subjektive und macht also unsere Wahrnehmungsinhalte zu flüchtigem Schein. Damit können wir uns aber in keiner Weise befreunden, weil vollständig unerklärt bleibt, warum zwei Menschen unter gleichen Bedingungen dasselbe sehen. Realität muss es geben und zwar eine reale Welt in räumlich-zeitlich-qualitativer Bestimmtheit; nach Schopenhauer ist nur der Wille, auf den die Kategorien nicht anwendbar sind, Realität; mit ihm aber und mit Erscheinungen allein lässt sich keine Welt erbauen. Gar mit Erscheinungen allein erscheint dies Kunststück noch mehr ausgeschlossen, denn, wenn nur existiert, was momentan in unserem Bewusstsein auftaucht, um dann sofort wieder in Nichts zu zerfließen, so gelangen wir zum Solipsismus, gegen den es, wie Schopenhauer treffend sagt, mehr einer Kur als einer Kritik bedarf[1]). Das Gegenteil des Solipsismus ist aber der Materialismus, dem das Bewusstsein nichts weiter ist als ein Hilfsfaktor zur Erkenntnis der außerpsychischen Realitäten, auf welche kritiklos alle Kategorien angewandt werden. Auch wenn man sich die Realitäten nicht materiell, sondern dynamisch, vorstellt (v. Hartmann), ist keine wirkliche Verbesserung des Materialismus erzielt, da es gleichgültig erscheint, ob auf das Unbewusste bloß die Kategorien des Raumes und der Zeit und nicht auch die der Qualität angewendet werden. So pendelt unsere Philosophie zwischen zwei Extremen hin und her. Der Idealismus, der das Hauptgewicht auf das Psychische legt, in ihm aber nur Erscheinung erkennt, muss notwendig in Solipsismus ausarten; die Metaphysik, die nach Realitäten sucht, sie aber nur außerhalb des Bewusstseins anzutreffen glaubt, muss zum Materialismus herab-

1) Ich meine hier den rein auf das Anschaubare bezogenen Solipsismus.

sinken, der den offenkundigsten Missbrauch mit psychischen Gesetzen treibt.

Bemühungen, zwischen Idealismus und Realismus zu vermitteln, sind schon verschiedene gemacht worden. Locke unterschied an jedem Objekte primäre und sekundäre Qualitäten, von denen die ersteren dem Objekt an sich zukommen, die letzteren dagegen subjektiven Ursprungs, d. h. vom Beschauer hinzugefügt werden sollten. Unter den neueren Psychologen hat besonders Ziehen diese Anschauung akzeptiert und weiter ausgestaltet, worauf ich bereits in meinem Artikel über den psychophysischen Parallelismus genauer eingegangen bin. Wir hätten danach in jedem objektiven Inhalt unserer Psyche einen Reduktionsbestandteil (Restempfindung), der zwar psychischer Natur, aber vom beschauenden Subjekt unabhängig ist, und einen subjektiven Anteil (ν-Empfindung), der als simultane Rückwirkung der Hirnrinde erscheint. Dieser subjektive Anteil stellt sich in erster Linie als Sinnesqualität (Locke's sekundäre Qualitäten) dar, während räumliche und zeitliche Bestimmtheit der Restempfindung (in der Hauptsache) angehören. Ohne weiteres ist zuzugeben, dass diese Anschauung einen großen Fortschritt bedeutet. Sie strebt nämlich der einzig möglichen Lösung der Grundfrage aller Philosophie zu, welche die so allgemein verbreitete Ansicht, Psychisches könne nicht real sein, als irrtümlich erkennt und die Bewusstseinsfrage gänzlich neu fasst, ein Standpunkt, dem auch Mach, Avenarius, Schuppe u. a. zuneigen. Aber mit der Absonderung der Sinnesqualitäten von den Objekten als subjektive Rückwirkungen der Hirnrinde ist uns nicht geholfen, denn man belässt dem Nervensystem doch die Fähigkeit der Produktion von Psychischem, und da Räumlichkeit und Zeitlichkeit ebensolche Kategorialaussagen wie Qualität sind, also auf genau das gleiche Material angewendet werden, so liegt der Einwand sehr nahe, dass Raum und Zeit auch dem Subjekt zugehören, kurz die Restempfindung entweder gar nicht existiert oder als außerpsychisches Ding an sich aufgefasst werden muss.

Nur wer auch die Sinnesqualitäten als objektive Empfindungsbestandteile (nach der Ziehen'schen Nomenklatur) betrachtet und demnach Raum, Zeit und Qualität als allgemeine (nicht bloß subjektive) Formen, unter denen sich Psychisches darstellt, auffasst, nur der begibt sich gegenüber den Metaphysikern auf einen logisch gesicherten Standpunkt, da er das Nervensystem als Produzenten von Bewusstseinsinhalten gänzlich ausschaltet und damit einerseits das Psychische einheitlich fasst, andererseits die Unmöglichkeit, Psychisches aus Nichtpsychischem ableiten zu wollen, anerkennt. Aber hier stellen sich Schwierigkeiten in den Weg, die bis jetzt immer aufs neue die Aufstellung solcher Lehre oder doch wenigstens ihre allgemeine Anerkennung

verhinderten. Der klarste Vertreter des psychischen Realismus, wie wir die Lehre nennen können, war Berkeley. Er suchte den wesentlichen Einwand, dass die Vorstellungen, weil nur in individuellen Bewusstseinen uns bekannt, nichts Reales seien und somit die ganze Welt uns nur erscheine wie ein Traum, den wir nachts träumen, dadurch zu entkräften, dass er unsere Vorstellungen auch als Inhalte des Bewusstseins Gottes, das überhaupt alles extensiv Seiende umfasse, bezeichnete. Wenn also eine Vorstellung unserem Bewusstsein entschwindet, so bedeute das ebensowenig ein wirkliches Verschwinden wie ihr Auftauchen in unserem Bewusstsein die Entstehung bedeute; vielmehr partizipieren wir nur an dem Vorstellungsschatze Gottes, der unserer Psyche in geringem Ausmaße zugänglich ist. Es blieb aber vollständig unaufgeklärt, wie diese Partizipierung möglich sei, und ferner war die Annahme des Gottesbewusstseins eine Hilfshypothese, für die keinerlei Beweis erbracht werden konnte. Somit vermochte der psychische Realismus Berkeley's sich nicht zu behaupten und Grundlage unserer Erkenntnistheorie bleibt noch immer die Kant'sche transzendentale Ästhetik, nach der unsere Rezeptivität durch außerpsychische Anregungen gespeist, also mit dem essentiellen Kern der Empfindungen versorgt wird. Wir müssen zur Widerlegung dieser Annahme neue Wege einschlagen, die allein empirisch Gegebenes berücksichtigen; nur durch psychophysische Analyse muss der Einwand, Psychisches könne nicht Realität sein, überwunden werden; nur so ist der Grundfrage aller Philosophie endgültig beizukommen und das, was a priori sich ohne weiteres aufdrängt, auch a posteriori als richtig zu bestätigen. Im folgenden sei der Versuch dazu gewagt.

Die Frage, mit der wir uns beschäftigen müssen, lautet in präziser Fassung: welche Bedeutung kommt dem Körperich für Empfindung, Wahrnehmung, Vorstellung etc., also für den Eintritt eines psychischen Phänomens in unser Bewusstsein, zu? Empfindung (Wahrnehmung etc.) ist Vorfinden eines räumlich-zeitlich-qualitativen Etwas in unserer Psyche; warum ist nun dieses Vorfinden an Vorgänge im Nervensystem gebunden, da es doch logischerweise aus diesen nicht abgeleitet werden kann? Bei der Beantwortung dieser psychophysiologischen Grundfrage unterscheide ich vier Schritte. Erstens ist daran zu denken, dass das Körperich für die Art, in der ein Empfindungsinhalt in unsere Psyche eintritt, mitbestimmend ist. Zweitens gilt es zu überlegen, wie Reiz und Empfindung sich zueinander verhalten. Drittens kommt die Hauptfrage in Betracht, warum überhaupt das Körperich zur Empfindung nötig ist. Viertens endlich möchten wir wissen, ob das an den Körper gebundene Psychische für dessen Reaktionen Bedeutung hat und derart nicht bloß das Psychische vom Körper, sondern auch dieser vom Psychischen abhängt.

Wie schon erwähnt, hat Ziehen die Anteilnahme des Körperichs (das ich im folgenden kurz als Ich bezeichnen werde, da uns hier andere Formen des Ichs nicht beschäftigen sollen) am Aufbau des Empfindungsinhaltes einer näheren Analyse unterzogen, die ihn jedoch zu unrichtigen Annahmen führte. Auch Mach und Avenarius betonen die Anteilnahme und letzterer schuf dafür den Ausdruck einer empiriokritischen Prinzipialkoordination, in der das Ich das Zentralglied, der objektive Empfindungsinhalt das Gegenglied ist. Ich akzeptiere den Ausdruck: Prinzipialkoordination, bin aber über die Anteilnahme des Ichs anderer Ansicht als Avenarius. Empfindung nannte ich das Vorfinden von etwas Psychischem in unserem Bewusstsein; diese Empfindung ist gebunden an die Rezeption eines physischen Vorgangs durch die Nervensubstanz, wofür der Ausdruck: Reizperzeption angewendet wird. Perzeption und Empfindung sind also Parallelerscheinungen, deren eigentliche Beziehung zueinander eben in diesem Aufsatz diskutiert werden soll. Für die Prinzipialkoordination kommt nun überhaupt nur die Perzeption in Betracht, nicht aber die Empfindung; eine Anteilnahme des Ichs gibt es direkt nur am Reize und nur indirekt am psychischen Phänomen.

Um über diesen Punkt ins klare zu kommen, sei eine Lichtperzeption analysiert. Lichtreiz ist die Einwirkung von Ätherschwingungen auf die perzipierende Substanz der Retina; die Schwingungen selbst sind der Reizinhalt. Die Perzeption stellt sich dar als ein chemischer Vorgang, speziell als der Zerfall einer chemischen Substanz (Sehpigment) in den Stäbchen und Zapfen der Sehzellen. Das ist die allgemein akzeptierte Ansicht über die Lichtperzeption, wie sie sich aus den experimentellen Befunden Kühne's u. a. ableitet. Ich schließe mich hier dieser Ansicht an, obgleich sie durchaus noch nicht völlig gesichert erscheint, bemerke aber sofort, worauf bald noch näher zurückzukommen sein wird, dass mit diesem chemischen Vorgang bei weitem nicht die gesamte materielle Seite des psychophysischen Sehvorgangs erledigt ist, der wichtigste Teil vielmehr erst Folge des chemischen Vorgangs ist, richtiger ausgedrückt: mit ihm koinzidiert. Der chemische Vorgang ist es indessen, der durch Einflüsse des Ichs (Somas) modifiziert zu werden vermag; er allein hat uns zunächst zu beschäftigen. Als Einflüsse des Ichs, die, zugleich mit dem Reizinhalt, auf das Sehpigment treffen können, seien Wirkungen von Giften, z. B. von Alkohol, angeführt. Wenn im Santoninrausch alle Dinge gelb erscheinen, so bedeutet das jedenfalls Abänderung des von Lichtstrahlen verschiedener Wellenlänge hervorgerufenen Zersetzungsvorgangs im Sehpigment durch Einflussnahme des Giftes, die sich dem Reize von außen koordiniert. Zu solcher Annahme sind wir wohl fraglos berechtigt; das Gift modifiziert die

Beschaffenheit des Pigments und demzufolge kann der Reizinhalt, falls er überhaupt perzipiert wird, nur zu abnormen Vorgängen führen, was gleichbedeutend mit einer entsprechenden Abänderung des Reizes selbst ist. Da das Gift vom Soma stammt, so sehen wir hier eine Prinzipialkoordination des von außen zuströmenden Reizes mit einem vom Ich selbst gelieferten Reize. Dieser Prinzipialkoordination von Gegenglied (Lichtstrahl) und Hauptglied (spezielle Einflussnahme des Ichs) entspricht sekundär eine Abänderung der normalen Empfindung. Es gibt natürlich noch eine große Zahl von anderen somatischen Agentien, die sich dem Außenreize zugesellen und die Perzeption zu modifizieren vermögen; für alle Sinnesgebiete ließen sich bei genauerer Prüfung koordinierte Faktoren ermitteln; indessen genügt es hier, überhaupt auf das Faktum hingewiesen zu haben, dessen Bedeutung für unser Thema sehr hoch anzuschlagen ist.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass ich den Begriff der Prinzipialkoordination ganz anders fasse als Avenarius. Nach Avenarius ist Gegenglied etwas Psychisches, nämlich der eigentliche objektive Gehalt der Empfindung, und Zentralglied das Gehirn, also etwas Physisches. Eine derartige Koordination ist aber unmöglich, weil zwei gänzlich unvergleichbare Größen, wie Psychisches und Nervensystem, nicht koordiniert werden können. Dem Icheinfluss (sogen. Hauptglied) kann als sogen. Gegenglied nur der von außen zuströmende Reizinhalt kordiniert werden. Man redet hier nun besser nicht von Haupt- und Gegenglied, sondern von einer somatischen und einer mundären Komponente des Reizes, welch letztere eher Hauptglied genannt zu werden verdient, da sie normalerweise das Essentielle des Reizes repräsentiert. Anormalerweise kann allerdings die somatische Komponente von besonderer Bedeutung sein, wenn z. B. durch Druck aufs Auge oder direkt auf den Sehnerven Lichtempfindungen hervorgerufen werden. Wir sehen dann eine Perzeption unter weitgehender Transformation des mundären Reizes (Druck) eintreten, wodurch die Wichtigkeit des Somas ins hellste Licht gerückt wird. Aber immer handelt es sich eben nur um somatische Anteilnahme am Reize, die die Perzeption und dadurch sekundär auch die Art der Empfindung mitbestimmt, also nur um eine Modifikation des normalen Verhaltens, das als primäre Ursache für das Auftreten einer Lichtempfindung eine mundäre Einwirkung auf die Sehzellen voraussetzt. Die von Soma mitbedingte Erregung der Stäbchen und Zapfen bildet gewissermaßen den Übergang zu jener Gruppe von Perzeption, die ausschließlich durchs Soma bedingt sind und denen unsere Körperempfindungen entsprechen.

Die erste Frage erscheint somit hinreichend beantwortet. Das

Körperich bestimmt die Art, in der ein Empfindungsinhalt in unsere Psyche eintritt, mit oder kann sie wenigstens mitbestimmen; doch ist aus dieser Tatsache ganz und gar nicht zu schließen, dass Psychisches vom Soma gebildet wird. Dazu liegt wirklich auch nicht der allermindeste Grund vor; denn daraus, dass die Färbung eines beliebigen Objekts durchs Soma abgeändert werden kann, folgt in keiner Weise, dass nun die Farben überhaupt Produkte des Somas seien. Allerdings folgt auch nicht ohne weiteres das Gegenteil. Der vom kombinierten Reize ausgelöste Nervenvorgang könnte immerhin Bildner der Farben sein, so dass diese rein dem Subjekt angehörten; der Empfindungsinhalt wäre dann ein einheitliches Gebilde, aber eben ohne jede objektive Komponente. Es ist klar, dass die bis jetzt angestellte Untersuchung über diesen Punkt gar nichts entscheidet; wir haben uns vielmehr nun erst, an zweiter Stelle, mit der wichtigen Frage, wie sich Empfindung und Reiz, bezw. Empfundenes und Perzeptum, zueinander verhalten, zu beschäftigen.

Bei Berücksichtigung der zweiten Frage ist zunächst das Faktum zu betonen, dass Reizinhalt und Empfindungsinhalt — Physisches und Psychisches — nebeneinander gegeben sind und zwar derart, dass ersteres niemals fehlt, letzteres oft in unserem Bewusstsein nicht angetroffen wird. Dass es trotzdem auch nie fehlt, wird sich aus den folgenden Betrachtungen ganz von selbst ableiten: wir wollen deshalb ohne weiteres annehmen, dass beide Elemente immer nebeneinander anzutreffen seien. Nun fragt es sich, wie sie sich zueinander verhalten. Bekannt ist Fechner's, des Psychophysikers Auffassung, gemäß welcher im Reizinhalt die Natur von außen, im psychischen Phänomen von innen betrachtet vorliegen soll. Allgemein ist man sich darüber einig, dass die Psychologie es nicht mit einer anderen Welt zu tun hat als die „Naturwissenschaft" und darum in ihr alle Objekte naturwissenschaftlicher Betrachtung, nur unter einem wesentlich veränderten Gesichtspunkt, wiederkehren (Wundt, Physiol. Psychologie, 5. Aufl. 3. Bd. p. 766). Aber mit dieser allgemeinen Vorstellung ist uns wenig gedient, da sie sich, wie man überall findet, ausgezeichnet mit der anderen Vorstellung verträgt, dass das Hirn zum bereits räumlich-zeitlichen Reizinhalt noch etwas, eben das Subjektiv-qualitative hinzufügt. Dieser Vorstellung, als einer logisch unhaltbaren, wollen wir eben versuchen, aus dem Wege zu gehen. Dabei scheinen wir aber in ein Dilemma zu verfallen. Fassen wir Raum und Zeit als psychische Formen, dann schwindet scheinbar der Reizinhalt ganz unter unseren Händen und es bleibt uns bloß der Empfindungsinhalt. Da frägt wohl sofort ein jeder: wie reimt sich das zusammen mit den weiter oben entwickelten Ansichten über das Wesen des Reizes? Wie kann an ihm eine somatische und mundäre Kom-

ponente unterschieden werden, wenn er selbst überhaupt aufs äußerste problematisch ist? Er wurde doch auch als ein stets vorhandener Faktor bezeichnet. Dann können eben nicht alle Eigenschaften des Psychischen ausschließlich psychisch sein, sondern müssen zum Teil auch dem Perzeptum zukommen.

Aus dem Dilemma rettet uns ein genauer Vergleich von Empfindungsinhalt und Perzeptum. Das Perzeptum ist nichts anderes als der Empfindungsinhalt selbst, nur nicht von uns, sondern von einem ganz anderen Bewusstsein empfunden. Dies Bewusstsein, dem das Perzeptum angehört, ist zwar auch in letzter Instanz unser eignes, jedoch durch Instrumente in seiner Erfassungsfähigkeit modifiziert. Summarisch lässt sich sagen: es ist unser, durch mannigfaltige Hilfsmittel direkt auf den Äther eingestelltes Bewusstsein. Wir vollziehen diese Einstellung, so gut oder schlecht sie eben möglich ist, um für den physiologischen Vorgang im Nervensystem überhaupt eine vorstellbare Ursache an der Hand zu haben; denn dass der Empfindungsinhalt nicht direkt Ursache dieses Vorgangs ist, das wissen wir voraus, da eine Farbe nicht auf Atome zu wirken vermag. Bei dieser veränderten Einstellung ist es aber nur das Qualitative des Empfindungsinhaltes, das transformiert, nämlich in Ätherschwingungen umgewandelt wird. Das Räumliche und Zeitliche bleiben unverändert, weil Wissenschaft nach Raum und Zeit erst in zweiter Linie frägt, in erster Linie aber das Qualitative berücksichtigt und dieses derart zerlegt, wie es zur gesetzmäßigen Erfassung der Natur wünschenswert erscheint. Farbe und Wärme sind himmelweit verschiedene Dinge, Licht- und Wärmestrahlen dagegen nur in der Wellenlänge verschieden und daher leicht aufeinander zu beziehen.

Wenn derart ebenfalls das Perzeptum als psychisches Phänomen erkannt wird, das sich nur qualitativ vom Empfindungsinhalt unterscheidet, so heißt das keineswegs, dass also auch der im Nervensystem antreffende Reiz keine Realität besitze, wie die Empfindung die zu unserem Bewusstsein in Beziehung steht. Ganz im Gegenteil! Es ist das für uns nur ein besonders drastischer Beweis, dass eben in der Welt alles psychisch ist, wir aus dem Psychischen, wenn wir ehrlich sein wollen, überhaupt nicht hinausgelangen. Zugleich gelangen wir aus der Realität auch nirgends hinaus, bezw. erst in sie hinein, denn psychisch und real ist ein und dasselbe. Um nun das Verhältnis von Reiz und Empfindung noch anschaulicher zu machen, scheint mir die Annahme förderlich, dass unser Nervensystem direkt verglichen werden kann mit unserem Instrumentalbewusstsein — wie ich das durch die Wissenschaft transformierte Bewusstsein nennen will. Unser Eigenbewusstsein, das nur sinnliche Qualitäten wahrnimmt, ist an einen Körper gebunden,

der aus sinnlichen Qualitäten sich aufbaut; ebenso dürfte ein Bewusstsein, dass Vorgänge an den letzten Teilchen der Materie wahrnimmt, an eben diese Teilchen selbst gebunden sein. Dann hätten wir in unserm Körper zweierlei Bewusstseine zu unterscheiden: ein elementares physisches — wie man es nennen kann — das nur den letzten Teilchen in uns zukommt und den Reizinhalt in seiner elementaren Beschaffenheit perzipiert, und ein sekundäres sogen. psychisches, das dem ganzen Ich zukommt und den Reizinhalt nur in sinnlich-qualitativer Form kennen lernt. Bei der wissenschaftlichen Betrachtung identifizieren wir uns mit dem physischen Bewusstsein. Das scheint mir die einfachste Art und Weise zu sein, um zu einer hinreichenden Würdigung des Verhältnisses von Reiz- und Empfindungsinhalt zu gelangen; jedenfalls liegt in solcher Annahme nicht die geringste Nötigung, das Psychische als Hirnprodukt aufzufassen.

Verfolgen wir unser Problem weiter, um es möglichst erschöpfend zu erfassen. Wenn wir annehmen, dass die Farbe im Nerv durch Energiebetätigung „entsteht", so setzt das eine besondere Energieart voraus, da keine der uns bekannten als Bildner von Psychischem aufgefasst werden kann. Aber auch mit der Annahme einer spezifischen „Nervenenergie" (Ostwald) ist nichts gewonnen, weil wir uns eben überhaupt keine Energie, die Psychisches bildet, vorstellen können. Das Psychische ist kein Tätigkeitszustand irgendeines Substrates, sondern selbst bestenfalls ein Substrat, d. h. an ihm können sich wieder energetische, nämlich geistige Vorgänge abspielen. Nun drängen uns zur Annahme eines Perzeptums zwei Momente: die Körperreaktion, die einen Nervenvorgang voraussetzt, und die Empfindung. Die Reaktion sagt nichts weiter aus als dass eine Perzeption stattfand; die Beschaffenheit des Reizinhaltes lernen wir dagegen aus dem Empfindungsinhalt kennen. Wenn nun das Perzeptum nur durch Analyse des Empfundenen zu gewinnen und somit gleichfalls psychischer Natur ist, so kann unmöglich das Empfundene Produkt des Nervenvorgangs sein, da sonst das gleiche auch für das Perzeptum gelten müsste. Um das Perzeptum nach außen verlegen zu können, muss auch das Empfundene extrojiziert werden. Wie wir auch die Frage in Angriff nehmen, immer folgt, dass Psychisches nicht im Nervensystem entstehen kann, vielmehr ein Äußeres ist, das an den Nervenvorgang angekettet erscheint, gleich dem Reizinhalt, mit dem es sich substanziell durchaus deckt.

Wir können aber in unseren Betrachtungen noch weiter vorwärtsschreiten. Das Psychische muss zu einer Energie, die am Körpermaterial sich äußert, in Beziehung stehen, da es für den Körper reaktionsbestimmend ist. Gäbe es im Körper nur chemische Vorgänge (von den physikalischen sei hier ganz abgesehen), so bliebe

ganz unerfindlich, warum wir Farben unterscheiden und überhaupt durch Empfindungen in unserem Tun bestimmt werden. Denn nur ein subjektives Element kann im Ich bedeutungsvolle Wirkung entfalten, das Psychische ist aber, wie eben auf mehrfache Weise zwingend gezeigt wurde, nichts Subjektives, sondern etwas Objektives. Als rein Objektives nun, das zu keiner Energie in Beziehung stünde, erschiene es als vollständig überflüssiges Epiphänomen, da es ins chemische Geschehen nicht einzugreifen vermöchte; außerdem aber ließe sich in keiner Weise einsehen, wie wir überhaupt zur Empfindung kämen, da dem chemischen Material in uns nicht zweierlei Empfindungsweisen zugeschrieben werden können. Ein bedeutungsloses Epiphänomen ist nun das Psychische ganz sicher nicht. Darüber Worte zu verlieren erscheint eigentlich ganz überflüssig. Hunger reizt uns zur Tätigkeit, nach Gesehenem lenken wir unsere Schritte, Töne machen uns stutzen, Gerüche zwingen zum Aufatmen, Wärme verlangsamt den Schritt, Druck hemmt ihn vollständig. Mag auch das Lid rein reflektorisch sich schließen, so heißt das doch nicht im geringsten, dass in diesem Falle überhaupt nichts empfunden wird und nur ein physikalischer Einfluss bestimmend wirkt, sondern es heißt nur, dass die Empfindung nicht in unserem Individualbewusstsein, sondern in einem untergeordneten Organbewusstsein vorkommt. Wer aber hiervon nicht überzeugt ist, der sei auf die höheren psychischen Prozesse: vorstellen und denken verwiesen, die nur ein fanatischer Materialist aus Reflexketten abzuleiten versuchen kann. Jeder unbefangen Denkende muss in uns Wesen, deren Tun nur aus ihrer Psyche verstanden werden kann, sehen; hält er sich nun die weiter oben dargelegten Resultate klar vor Augen, so wird er notwendigerweise zur Annahme einer vitalen Energie gedrängt, die sich im Nervensystem der chemischen gesellt. Da erscheint es nun sehr erwünscht, dass auch zahlreiche andere Tatsachen zur Annahme einer vitalen Energie hindrängen. In meinem Buche: Vitalismus (1903 bei F. Deuticke, Wien) habe ich zu zeigen versucht, dass überhaupt kein einziger am Organismus sich abspielender Vorgang ohne Beteiligung vitaler Energie statthat; im letzten Jahre konnte ich für die elementare Plasmabewegung der Protozoen diese Beteiligung sogar mit ziemlicher Sicherheit erweisen (siehe in Arbeiten a. d. Zoolog. Institute Wien Bd. 16), so dass ich, bevor die hier mitgeteilten Betrachtungen angestellt wurden, überzeugter als je von der energetischen Vitalität der Lebewesen war.

In der Beziehung des Psychischen auf eine spezifische — vitale — Energie, liegt eigentlich schon die Erklärung für die Verknüpfung des Psychischen mit dem Körper. Wenn der Körper nur unter dem Einfluss von Empfindungsinhalten sich betätigen kann, so erscheint bereits unsere dritte oder Hauptfrage beantwortet: die

Objekte, die wir in der Psyche vorfinden und die das Tun des Subjekts (Ichs) bestimmen, müssen diesem in irgendeiner Weise zur Verfügung stehen; das Objektive muss dem Subjektiven gesetzmäßig zugeordnet sein. Auffallend ist jedoch, warum die vitale Energie nicht selbständig zur Entfaltung kommt, sondern in ihrem Auftreten von chemischen Vorgängen abhängig ist. Der vom Reiz ausgelöste chemische Vorgang erscheint geradezu als Schlüssel, welcher das Tor unseres Bewusstseins öffnet und das psychische Phänomen, d. h. den Reizinhalt im sinnlich qualitativen Gewande, eintreten lässt. Warum aber bedarf es solchen Schlüssels? Diese wichtigste aller Fragen, die eigentlich psychophysische, ist selbstverständlich außerordentlich schwer zu beantworten, indessen glaube ich durch Verwertung einer Analogie Antwort geben zu können. Ich wiederhole hier, was ich bereits 1905 in meiner Arbeit über „Plasmastruktur und -bewegung" (in den Arbeiten aus den Wiener Zoolog. Instituten Bd. 16 p. 109) angedeutet und etwas näher in dem Artikel „Nirwana" (in der Wiener Klinischen Rundschau 1905 Nr. 44—46) auseinandergesetzt habe; neue Gesichtspunkte werden eingeflochten werden.

Wir sehen die chemischen Vorgänge der anorganischen Welt begleitet von thermischen Erscheinungen, die, obgleich für das Wesen der chemischen Vorgänge an sich ganz bedeutungslos, doch notwendige Mitbedingungen, ja Voraussetzungen, derselben sind. Dieses Faktum ist ja genügend bekannt. Chemische Umsetzungen sind überhaupt nur oberhalb einer unteren Temperaturgrenze möglich und werden durch Wärmezufuhr beschleunigt, durch Abkühlung verlangsamt. Bei Oxydationen wird Wärme frei, bei Reduktionen gebunden. Man kann sich vorstellen, dass bei ersteren chemische Energie sich in Wärme umwandelt, etwa so wie beim Fall eines Körpers Schwereenergie in kinetische umgesetzt wird. Die Atome gehen dabei stabilere Beziehungen ein, d. h. ihre Affinitäten erscheinen nun ausgiebiger gesättigt als früher, sie haben also an chemischer Energie verloren. Bei den Reduktionen wird dagegen Wärme in chemische Energie umgewandelt, diese also in den Atomen gesteigert. Folgende Tatsache ist nun besonders bedeutungsvoll: Wärme ist Molekularbewegung (oder überhaupt ein Tätigkeitszustand der elementaren Teile der Materie), chemische Energie dagegen haftet an den Atomen, ist also eine intramolekulare Arbeit, vermutlich Atombewegung. Wenn nun chemische Energie sich in thermische umwandelt, so bedeutet das das plötzliche Auftreten eines Arbeitszustandes an einem höher struierten Materiale. Nehmen wir an, dass sowohl die Atome wie auch die Moleküle mit Bewusstsein begabt seien, so würde ein und derselbe Vorgang, weil er sowohl Atome als auch

Moleküle trifft, von beiden perzipiert und daher in zweierlei Bewusstseinen erscheinen; in beiden Bewusstseinen würde er sich ganz verschieden darstellen, entsprechend den differenten Energiearten, die er an Atom und Molekül auslöst. Somit lebten Atom und Molekül in ganz verschiedenen Welten, die dennoch in engster Abhängigkeit voneinander stünden.

Meiner Ansicht nach steht die vitale Energie in einem analogen Verhältnis zur chemischen Energie wie die Wärme. Im Organismus spielen sich dauernd chemische Umsetzungen an den Nährmaterialien unter dem Einfluss der vitalen Substanz ab, der hier gewissermaßen die Rolle der Wärme vertritt, d. h. eine unerlässliche Nebenbedingung der chemischen Vorgänge ist, ohne zu deren Wesen in direkter Beziehung zu stehen. Die Vorgänge in der lebenden Substanz sind in ihrer Eigenart nicht unbekannt; es sind Fermentationen, die, obgleich ihnen ohne Zweifel wichtige Besonderheiten zukommen, mit den Katalysen der anorganischen Materie verglichen werden dürfen. Bei Fermentationen, bezw. Katalysen wirkt scheinbar das Ferment, bezw. der Katalysator, allein durch seine Anwesenheit, als Beschleuniger eines sonst nur ganz unmerklich sich abspielenden chemischen Vorgangs. Dass Fermentationen und Katalysen nicht selbst typische chemische Vorgänge, sogen. Stufenreaktionen sind, muss wenigstens für all jene Beschleunigungen gelten, bei denen das Auftreten von Stufenreaktionen nur eine Verzögerung der Hauptreaktion bedeuten würde (siehe Näheres bei Ostwald, Bredig u. a.); man kann sich vorstellen, dass das Ferment (bezw. der Katalysator) in eine vermutlich chemische Beziehung zum Substrat tritt, wobei vitale Energie — vergleichbar der thermischen Energie bei anderen chemischen Vorgängen — frei wird. Ein chemischer Vorgang am Tagma — wie wir die elementaren vitalen Teile des Organismus nennen wollen (siehe meine oben zitierte Arbeit über Plasmabewegung) — ruft im Tagma einen spezifischen Zustand, den Erregungszustand, hervor, den ich dem Wärmetanz der Moleküle vergleichen möchte. Wie nun freie Wärme anorganische chemische Vorgänge in ihrem Ablauf begünstigt oder überhaupt erst möglich macht, so erscheint auch freie vitale Energie als notwendige Bedingung für chemische Umsetzungen (Stoffwechsel) im Organismus. Das Leben ermöglicht gewissermaßen spielend fermentative Spaltungen und Synthesen, die außerhalb des Organismus, ohne Zuhilfenahme von Katalysatoren, nur durch hohe Temperaturen, Drucke, elektrische Kräfte u. s. w. erzwungen werden können.

Diese Vorstellung von Wesen und Bedeutung der elementaren vitalen Vorgänge scheint mir für unser Verständnis des Welt-

geschehens äußerst förderlich. Denn erstens bietet sie einen leicht fasslichen Einblick in die Eigenart des vitalen Geschehens, zweitens bringt sie aber auch die Katalyse, dies chemische Mysterium, dem Verständnis näher und weist dabei auf Analogien zwischen lebender und toter Substanz hin, die mit der Zeit wohl noch manch überraschende Erweiterung erfahren dürften. Ich muss hier auf den Ostwald'schen Versuch, die Katalyse ihres geheimnisvollen Wesens zu entkleiden, hinweisen. Ostwald sagt auf p. 328 seiner Vorlesungen über Naturphilosophie: „Auf Grund unzweckmäßiger mechanischer Analogien hatte man sich in die Vorstellung hineingearbeitet, die Tatsache der Beschleunigung oder Verzögerung chemischer Vorgänge durch die Anwesenheit unverändert bleibender Stoffe bedürfe einer besonderen Erklärung, da sie eigentlich nicht möglich sei. Haben wir eingesehen, dass für chemische Vorgänge die Zeiteinheit noch frei ist, so ist es die natürlichste Sache von der Welt, dass durch die Anwesenheit fremder Stoffe über diese freie Zeiteinheit eine bestimmte Verfügung getroffen werden kann. Die Sache wird allerdings anders, wenn man die chemischen Gebilde als hypothetisch-mechanische auffasst, die nur wegen der Kleinheit ihrer Glieder, der Atome, nicht als solche unmittelbar erkennbar sind. Dann ist es freilich nicht einzusehen, wie fremde Stoffe, die keine chemischen „Kräfte" auf die im Umsatze beteiligten Stoffe ausüben, deren Geschwindigkeit sollen beeinflussen können. Das ist aber . . . nur ein Beweis mehr für die Unzulänglichkeit der atomistischen und mechanistischen Hypothesen."

Ich glaube nicht, dass viele Chemiker diesen Ausspruch unterschreiben dürften. Es wird ihnen nicht als die natürlichste Sache von der Welt erscheinen, dass fremde Stoffe durch ihre bloße Anwesenheit die Zeiteinheit bei chemischen Vorgängen abzuändern vermögen, denn solche Annahme heißt, mit dem Begriff Zeit, fasse man ihn nun psychisch oder metaphysisch, sein Spiel treiben. Nehmen wir an, dass alle Stoffe eine Energiequelle enthalten, die unter bestimmten Bedingungen in Aktion tritt, nur bei den einen stärker als bei den anderen, so lässt sich die Katalyse allen anderen Naturvorgängen, die eben insgesamt energetische sind, ohne weiteres anreihen; bestreiten wir aber diese Energiequelle und fordern für chemische Vorgänge eine besondere Zeit, so geraten wir in dunkle Mystik, da die Wirkung der Stoffe an ein Wunder gemahnt. Zeit ist Form des Psychischen und erscheint beschleunigt oder verlangsamt nur entsprechend differenten Intensitätsstufen einer anderen Form des Psychischen, nämlich der Energie (siehe hierzu meinen Artikel Vitalismus im Biologischen Centralblatt 1905); ein anderes Mittel zur Abänderung des Zeitablaufs als Energiezufuhr kann es überhaupt gar nicht geben.

Da die Katalysen den vitalen Vorgängen verwandt sind, so

liegt der Schluss nahe, dass bei beiden die gleiche Energie, die ich vitale nenne, wirksam ist. Ich stelle mir vor, dass sie durch Umwandlung chemischer Energie entsteht und sich selbst wieder in solche umzuwandeln vermag. Aber nur ihr Gegebensein ist durch chemische Vorgänge bedingt, in ihrem Verhalten erweist sie sich wie die Wärme vollkommen selbständig, da sie sich an einem ganz anderen Substrate, nämlich an den letzten Lebenseinheiten, den Tagmen, bezw. an den Katalysatoren, äußert. Wir wollen hier nur auf die Tagmen bezug nehmen und die Katalysatoren weiterhin ganz aus dem Spiele lassen. Insofern nun der vitale Vorgang an einem ganz anderen Substrate sich abspielt als der chemische, müssen auch, bei Annahme eines Bewusstseins der Tagmen, deren Empfindungsinhalte ganz andere sein als bei den Atomen, da die Einflussnahme der Umgebung als differente erscheint. Das ist der Punkt, auf den alles ankommt und dessen Berücksichtigung mir das psychophysische Rätsel zu lösen scheint. In unserem Organismus haben wir zweierlei Substrate, an denen sich zwei Energiearten betätigen, zu unterscheiden. Das eine Substrat ist ein chemisches und an ihm kommt chemische Energie zum Ausdruck; das andere ist dasselbe Material nur in komplizierterer, höherer Darstellung, nämlich als Lebenseinheiten (Tagmen), an denen vitale Energie sich entfaltet. Da es ein und dasselbe Material ist, so kann es uns schließlich nicht wundernehmen, dass beide Energiearten aufs innigste ineinander verwoben sind. Durch die gut begründete Annahme zweier Arten von Substraten und Energien erscheint nun aber das Gegebensein der psychischen Phänomene hinreichend erklärt. Wäre alles Geschehen im Organismus nur Chemie, so gäbe es in uns nur Atombewusstsein, nicht aber ein tagmales oder sinnliches Bewusstsein, das vielmehr an das Auftreten vitaler Energie gebunden ist. Wo beide Energien nebeneinander herlaufen, zugleich in direktem Abhängigkeitsverhältnis zueinander stehen, wie es im Organismus der Fall ist, dort treffen wir auf eine Doppelwelt, die als Physis und Psyche schon seit alten Zeiten von den Menschen unterschieden wurde. Physis ist die Welt im atomalen Bewusstsein, Psyche im tagmalen Bewusstsein. Nur so ist der psychophysische Parallelismus aufzufassen. Man darf nicht unter Physis das Welt- und Nervengeschehen und unter Psyche ein daran angekettetes Epiphänomen, das wie ein Wunder dazu kommt, verstehen; vielmehr bezeichnet Psyche, wie ja schon früher bemerkt, die Natur ebensogut wie Physis, nur von einem höher veranlagten Bewusstsein, das die letzten Elemente in stofflich-sinnliche Komplexe (unsere Empfindungsinhalte) zusammenfasst, angeschaut. Empfindung ist Universalbegabung alles Seienden und tritt auf,

wenn am Seienden Tätigkeitszustände nachweisbar sind. Sie ist nicht Produkt des Tätigkeitszustandes, denn dieser ist eben weiter nichts als Vorgang an einem Substrat und es bliebe ganz unerfindlich, wie er sollte Empfindung produzieren können; sie ist vielmehr Beziehung des umgebenden Seins (Empfindungsinhalt) auf das Geschehen am eigenen Sein. Dies Sein ist subjektiver Wille in letzter Instanz, der durch die empfundene Welt erregt wird. Weiter kann hier auf diese sekundären Fragen nicht eingegangen werden.

Ich nannte unsere Psyche eine tagmale, indessen ist dazu mancherlei zu bemerken. Dass auch die primitivsten Tagmen empfinden und zwar prinzipiell gleichartig mit unserem ganzen Organismus, nämlich sinnlich-qualitativ, scheint mir ohne weiteres annehmbar, nur wird selbstverständlich diese Empfindung eine ungemein primitive sein. Es fragt sich, wie aus der elementaren Tagmenempfindung unsere so hochdifferenzierte abzuleiten ist. In dieser Hinsicht möchte ich folgende Auffassung vertreten. Die Äußerungen vitaler Energie sind vermutlich für alle Tagmenarten gleichartig, zum mindesten können ihre eventuellen Differenzen uns hier gleichgültig[1]) sein. Verschieden aber ist in weitgehendem Maße die chemische Struktur der Tagmen, die für die Spezifität der Perzeption, und also indirekt auch der Empfindung, in Betracht kommt. Die Qualität des Sehpigments, das wir als eine Seitenkette der lebenden Stäbchen- und Zapfenteilchen auffassen dürfen, entscheidet über die Art der Perzeption, da nur bestimmte Strahlenarten in ihm Zerfall bewirken. In den Tagmen der Sehzellen wird also die Qualität der Sehempfindungen bestimmt (nicht aber etwa geschaffen!); wir dürfen die Sehempfindung nicht erst dem Gehirn zuschreiben, dem eine ganz andere Bedeutung zukommt. Es funktioniert als Schaltapparat, der die Beziehung der Sinnesgebiete zu den effektorischen Apparaten reguliert. Ich stelle mir nun vor, dass jede Nervenbahn, von der Sinneszelle bis zur Muskelfibrille, bezw. zur Drüsenzelle etc., eine vitale Einheit repräsentiert, in der sich ein und derselbe Erregungszustand ausbreitet, die daher gewissermaßen als Riesentagma erscheint. Für solche Auffassung spricht die Kontinuität der Neurofibrillen, in denen zweifelsohne der vitale Vorgang sich abspielt; erwähnt sei hier Pflüger's

1) Wie mir scheint, können sich qualitative Differenzen der Erregungszustände nur auf die formale Ausgestaltung des Psychischen beziehen, also nur in Hinsicht auf die geistigen Vorgänge von Bedeutung sein. Aus solcher Annahme, die hier nicht näher diskutiert zu werden braucht, folgt ohne weiteres, dass Empfindungsinhalte in ihrer sinnlich-stofflichen Beschaffenheit nicht durch Einflussnahme der Erregungszustände aufeinander verändert werden können. Eine Prinzipialkoordination des Psychischen hat nur Bedeutung fürs Geistige.

interessante Anschauung über die Beschaffenheit des Nervensystems, nach welcher die leitenden Bahnen direkt Riesenmoleküle vorstellen sollen, ein Standpunkt, dem sich der meine eng anschließt. Solche Einheiten erscheinen nur bei höherer Differenzierung der Psyche notwendig. Indem durch sie die Empfindungen aller Sinnesgebiete zueinander in Beziehung gesetzt werden und außerdem die direkte Verbindung des Zentrums mit den effektorischen Organen ermöglicht ist, kommt eine ausgiebige Verknüpfung der Individualpsyche mit den reagierenden Organen überhaupt erst zustande. Je vollkommener die Zentrierung, um so mehr erscheint die Abhängigkeit des Somas vom Subjekt gesichert. Ein Tier, das zahlreiche wohl gesonderte Nervenzentren besitzt, z. B. ein Gliederwurm, stellt sich als Summe von Individualpsychen dar, deren Unterordnung unter eine höchste Psyche nur schwach zur Geltung kommt. Wir sehen darum auch die Selbständigkeit der Teile hier deutlich ausgeprägt.

Mit Erledigung der dritten Frage wurde zugleich, gewissermaßen nebenbei, auch die vierte beantwortet: ob das an den Körper gebundene Psychische für dessen Reaktionen von Bedeutung ist oder nicht. Die Autwort lautete: das Psychische ist von der allergrößten Bedeutung, da es untrennbar der vitalen Energie sich verknüpft und diese die Arbeitsleistung der Organe überhaupt erst ermöglicht. Vitale Energie leitet das chemische Geschehen (Stoffumsatz), das nur Mittel zum Zweck, nämlich zur Betätigung des Somas, nicht diese selbst ist. Vitale Energie tritt auf durch Umwandlung chemischer Energie und greift regulierend und bedingend in den Stoffwechsel ein. Überlegen wir uns nun, welcher Art eigentlich die Beziehung der vitalen Energie zur chemischen ist, so kommen wir zu folgendem Resultate. Es handelt sich nicht bloß um eine einfache Parallelerscheinung, da die Wechselbeziehung gar zu auffällig hervortritt. Es handelt sich aber auch nicht um eine Kausalverbindung, welcher Ansicht manche Autoren huldigen, denn dann müsste der vitale Vorgang sich als selbständiges Glied in die chemische Kette einschieben und diese daher lokal eine Unterbrechung aufweisen. Für solche Annahme liegt aber kein Beweis vor, wir sind vielmehr auf Grund der allerdings noch recht spärlich vorliegenden exakten Untersuchungsbefunde berechtigt anzunehmen, dass überall im Nervensystem chemische Vorgänge sich in Anschluss an die Fortpflanzung des Erregungszustandes abspielen. Somit ist das psychophysische Wechselverhältnis ein durchaus eigenartiges, wenn auch kein Unikum, da das thermochemische im wesentlichen analog dazu erscheint. Ich will übrigens durchaus nicht in Abrede stellen, dass sich vitale

Vorgänge ganz unabhängig von chemischen abspielen können. Über diesen Punkt lässt sich zurzeit wohl noch nichts Bestimmtes aussagen, jedenfalls erscheinen die an Reize gebundenen vitalen Vorgänge nicht in diese Gruppe gehörig.

Das Hauptthema des Artikels ist erledigt. Wir wissen nun, dass die existentielle Selbständigkeit des Psychischen auch aposteriorisch erweisbar ist und begreifen trotzdem die Abhängigkeit des Psychischen bei seinem Eintritt in unser Bewusstsein von den Nervenvorgängen. Man möchte vielleicht nun noch gern wissen, warum denn in letzter Instanz solche Abhängigkeit überhaupt notwendig ist, da sie für das Räumliche und Zeitliche der Empfindungsinhalte nicht konstatiert werden kann, vielmehr nur dem Qualitativen anhaftet, das doch auch nichts als Form, unter der sich Psychisches darstellt, ist. Die Beantwortung dieser Frage scheint mir nicht schwer: es handelt sich um eingeschränkte Veranlagung unseres individuellen Bewusstseins, wie sie sich aus der Natur der Sache ganz von selbst mit Notwendigkeit ergibt. Qualitative Erfassung der Welt ist, soweit es sich um Sinnesqualitäten handelt, nur in höchst eingeschränkter Weise möglich, weil in der entsprechenden psychischen Form die Welt in zahllose Einzelheiten aufgelöst erscheint, von denen nur ein verschwindender Teil, entsprechend den einzelnen Standpunkten der Beschauer empfunden werden kann. Der Raum, als reine Ausdehnung, steht uns unbeschränkt zur Verfügung; die Zeit, als Sukzession von Einzelmomenten, kommt uns zwar immer nur in Einzelmomenten, in diesen aber für den ganzen Raum geltend, zu Bewusstsein; die qualitative Welt aber als Mannigfaltigkeitsform, zerstückelt in eine unendliche Zahl von Komplexen, die ihre räumlich-zeitliche Eingeschränktheit jedoch durch Buntheit aufwiegen. Jeder Komplex stellt ein individuelles Bewusstsein dar. Selbstverständlich schwankt die Breite des Komplexes bedeutend; die ganze Entwickelung der Welt gibt sich als Erweiterung der individuellen Bewusstseinsschranken zu erkennen. Im Lauf der Zeiten treten immer höhere Psychen hervor. Dabei ist jedoch zu berücksichtigen, dass zu einer wesentlichen Erweiterung der Psyche eine veränderte, umfassendere Rezeption der qualitativen Weltinhalte nötig ist. Die sinnliche Erfassung der Welt bedeutet eine Verschmelzung von atomalen Einheiten in die höhere Einheit einer Sinnesempfindung; ebenso ist wiederum die geistig-formale Erfassung Mittel zur Verdichtung von Sinneseinheiten. In der potentiellen Erfassung wird die Form überwunden und jene wieder in der Anschauung der Welt als Wille oder gar als das Nichts (siehe hierzu meine Artikel: Vitalismus im Biologischen Centralblatt 1905 und: Nirwana in der Wiener Klin. Rundschau).

So steigert sich die Bewusstseinsveranlagung der Weltelemente und erscheint gekrönt im Auftreten von Bewusstseinen, die die ganze Welt umspannen.

Wir können aus der Beschaffenheit eines Wesens herauslesen, welcher Art seine Psyche sein wird. Ohne weiteres ergibt sich, dass alle Pflanzen und Tiere eng zueinander gehören, da sie mit Sinnesorganen oder Vorstufen solcher ausgestattet sind. Allen Lebewesen muss demnach sinnliche Empfindung zukommen, ganz anders steht jedoch die Sache, wenn wir fragen, ob Pflanzen und Tieren auch formalqualitative, also rein geistige Erfassung der Welt, zukommt. Hierüber gibt uns nur das Formale am Organismus Auskunft, in dessen Beurteilung sind wir aber noch ungemein rückständig, obgleich hier gerade eine Fülle der interessantesten Probleme schlummert. Da ich in einem bald erscheinenden Artikel in der Wiener Klin. Rundschau die Formfrage eingehender behandeln werde, so breche ich hier meine Betrachtungen ab und betone nur, dass wir uns selbst überhaupt noch ganz ungenügend kennen, genauere Bekanntschaft jedoch uns über unsere Bewusstseinsveranlagung die wichtigsten Aufschlüsse geben wird.

Wenn die Unmöglichkeit einleuchtet, eine in Sinnesqualitäten aufgelöste Welt in toto zu erfassen, wenn ferner in dem Gebundensein der qualitativen Welterfassung ans Nervensystem eine Regulativvorrichtung für die individuelle Begrenzung der Psychen erkannt wird, so bedarf es eigentlich keiner Worte mehr, die so fest eingenistete Vorstellung auszurotten, dass Psychisches nur innerhalb individueller Bewusstseine existieren könne, außerhalb solcher aber gar nichts sei. Diese Vorstellung ist nichts anderes als ein Vorurteil, das sich aus dem Unverständnis für die Abhängigkeit des Psychischen vom Nervensystem zwar erklärt, nach Erklärung dieser Abhängigkeit aber ohne weiteres über Bord geworfen werden muss. E. v. Hartmann, Avenarius, Mach, Ziehen u. a. haben dagegen angekämpft, Berkeley hat es zurückgewiesen, da aber keiner dieser Forscher die existentielle Selbständigkeit der psychischen Phänomene genügend zu erweisen vermochte, so blieben ihre Einwände umsonst. Wer davon überzeugt ist, dass der Nervenvorgang für uns nur Schlüssel zum Eintritt in die qualitative Form der Weltpsyche ist, gewissermaßen der Vorhang, dessen Aufrollen uns den Blick auf die Weltbühne ermöglicht; der wird erkennen, dass psychisch und bewusst zwei Begriffe sind, die sich nicht vollständig decken. Psychisch ist alles in der Welt, da es sich uns räumlich-zeitlich-qualitativ darstellt; bewusst ist es uns aber nur, insofern es als Glied unserer individuellen Psyche auftritt, aus der ausscheidend es für

uns unbewusst wird. Bewusst und unbewusst sind also nur Termini, die in Hinsicht auf Individuen Bedeutung haben und beide für Psychisches gelten; ein Individualbewusstsein ist nichts anderes als ein Weltausschnitt und als solcher aus Psychischem aufgebaut, das im Laufe der Zeit und an verschiedenen Raumpunkten verschiedene Beschaffenheit aufweist.

Die Resultate unserer Betrachtungen stellen eine klare Erfassung des psychophysischen Tatbestandes dar. Kurz zusammengefasst lassen sie sich in folgender Weise formulieren. Unsere Reaktionen sind durch vitale Energie vermittelt, die durch Empfindungen ausgelöst wird. Die Empfindungsinhalte sind nichts anderes als die von einem höher veranlagten (tagmalen) Bewusstsein perzipierten Reizinhalte, welche chemische Vorgänge in uns auslösen. Chemische und vitale Vorgänge koinzidieren in ihrem Auftreten und bedingen sich gegenseitig in einer Weise, die verglichen werden kann dem thermochemischen Wechselverhältnis, das bei anorganischen chemischen Vorgängen eine so bedeutsame Rolle spielt. Der psychophysische Tatbestand sagt also gar nichts über die Entstehung des Psychischen aus; da nun logischerweise der Gedanke einer Produktion des Psychischen vollkommen unberechtigt ist, so steht es für uns fest, dass das Psychische realiter existiert, die Welt also durch und durch psychisch ist und Empfindung, d. h. Vorfinden eines Dinges im Bewusstsein, nichts weiter bedeutet, als Eintritt dieses Dinges in unser Individualbewusstsein, dessen Umfang durch Quantität und Qualität[1]) der vitalen Energie in uns bestimmt wird. Je mehr und je höhere vitale Energie in uns zur Entfaltung kommt, um so umfangreicher und höher qualifiziert[1]) ist der Weltausschnitt, der unser Bewusstsein repräsentiert.

Auf die überaus bedeutsamen Folgerungen, die sich aus der neuen, hier vertretenen Auffassung des psychophysischen Tatbestandes ergeben, kann in diesem Artikel nicht näher eingegangen werden. Interessenten seien vor allem auf meinen Aufsatz über das Wesen der Zeit (Wiener Klin. Rundschau 1905) verwiesen, in dem die Beziehung unserer Vorstellungen zu den Empfindungen behandelt wurde.

Bemerkungen zu dem Aufsatz des Herrn K. C. Schneider „Das Wesen des Psychischen".

Von J. Rosenthal.

Herr K. C. Schneider wendet sich in vorstehendem Aufsatz gegen mich; er sagt, meine Auffassung von dem Wesen des

1) Die Qualität aufs Geistige, nicht aufs Sinnliche bezogen.

Psychischen laufe der seinigen schnurstracks zuwider; er könne die Richtigkeit der seinigen unwiderleglich beweisen, und damit sei auch die Unrichtigkeit der meinigen bewiesen.

Ich weiß nicht, was Herr S. unter meiner Auffassung vom „Wesen des Psychischen" versteht. Ich habe mich über diese Auffassung nirgends geäußert, weder früher, noch in dem Aufsatze „Physiologie und Psychologie" (Centralbl. XXV, Nr. 21 u. 22), welcher ganz zufällig mit dem Aufsatz des Herrn S. zeitlich zusammentraf. Auf den Inhalt des letzteren einzugehen hatte ich keine Veranlassung, da dieser von der vergleichenden Psychologie handelte, die in meinem Aufsatz nur beiläufig gestreift wurde. Vom „Wesen des Psychischen" zu sprechen hatte ich und habe ich auch heute keinen Anlass. Das sind metaphysische Fragen; ich aber fühle in mir keine metaphysischen Anlagen und vermeide deshalb, auf derartige Fragen einzugehen, was ich ja auch auf S. 717 meines erwähnten Aufsatzes ausdrücklich sage und was überdies aus dem ganzen Inhalt des Aufsatzes klar hervorgeht.

Der Grund, warum mich Herr S. dennoch für einen Gegner seiner Auffassungsweise hält, ist wohl die auf S. 743 stehende Erörterung der Frage, ob die sogen. „psychischen Vorgänge" dem Energiegesetze folgen, ob sie mit anderen Worten zugleich auch „materielle" Vorgänge seien. Herr S. hat dabei übersehen, dass ich über diese Frage gar keine Meinung ausgesprochen habe, sondern nur einen hypothetischen „Jemand" eine derartige Behauptung aufstellen lasse und das nur zu dem Zweck, um zu erklären, dass die Frage naturwissenschaftlich nicht (wenigstens jetzt noch nicht) entschieden werden könne[1]). Mein Standpunkt ist also der des „non liquet", und das muss, glaube ich, der eines jeden Naturforschers sein. Herr S. dagegen, obwohl von Beruf Zoologe, ist reiner Philosoph. Auf dieses Gebiet kann ich ihm nicht folgen, weil ich mich dazu nicht für kompetent halte. Auch der Mehrzahl der Leser unseres Blattes wird es, wie ich glaube, lieber sein, wenn ich ihnen breitere Ausführungen philosophischer Spekulationen erspare. Das Biologische Centralblatt will seinen Lesern naturwissenschaftliche Betrachtungen über tatsächliche Befunde bieten. Rein philosophischen Erörterungen darf es nur ausnahmsweise Raum gestatten. Es würde sonst Gefahr laufen, seinen natürlichen Boden zu verlieren.

1) Die Beschränkung auf die Jetztzeit ist natürlich nur aus Vorsicht gemacht, um unnütze Diskussionen mit solchen zu vermeiden, welche die Entscheidung von den Fortschritten der experimentellen Technik mit Sicherheit erwarten. Ich ziehe eben vor, in solchen Fällen mich jeder Aussage zu enthalten.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVI. Bd. 15. Februar 1906. № 4.

Inhalt: **Schimkewitsch**, Die Mutationslehre und die Zukunft der Menschheit (Schluss). — **Kusnezov**, Zur Frage über die Bedeutung der Färbung der Hinterflügel der *Catocala*-Arten. — **Jordan**, Die Leistungen des Zentralnervensystems bei den Schnecken.

Die Mutationslehre und die Zukunft der Menschheit.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von M. Schimkewitsch.

(Schluss.)

VII.

Wir sind nunmehr an eine andere Frage herangetreten, welche mit derjenigen über die Abstammung des Menschen im Zusammenhange steht: ist es notwendig, um die zwischen dem Menschen und den ihm zunächststehenden menschenähnlichen Affen bestehenden Unterschiede zu erklären, die Entstehung einiger der Gattung *Homo* eigentümlichen Merkmale auf Mutation zurückzuführen? Ich gehe hier nicht auf die Betrachtungen von Klaatsch (1899) über die Stellung einiger Primaten unter den übrigen Säugetieren ein, zu deren Gunsten sich Fischer (1903) auf Grund von Untersuchungen über die Entwickelung des Schädels und v. Bardeleben auf Grund seiner Studien über den Unterkiefer ausgesprochen haben; allein ich halte es — entgegen dem Gesichtspunkte von Linné, Darwin, Huxley, Vogt und Häckel, welchen sich in neuerer Zeit auch Branco und Schwalbe angeschlossen haben — kaum für möglich die Frage über die Abstammung des Menschen von derjenigen über die Abstammung der höherstehenden Affen zu trennen.

Wenn der Mensch nach dem Ausspruch von Branco (1902) in der Diluvialperiode als ahnenloser *Homo novus* auftritt, so ist doch

die Lücke zwischen dem fossilen Menschen und den höherstehenden Affen jedenfalls durchaus nicht so bedeutend, als dass man gezwungen wäre, für den Menschen einen besonderen genealogischen Ast anzulegen. Wie dem nun auch sein mag, so erscheint es doch besonders verführerisch in Anbetracht der erwähnten Lücke die Mutationstheorie auf die Entstehung des menschlichen Geschlechtes anzuwenden.

Der am schärfsten ausgesprochene Unterschied zwischen dem Menschen und den Anthropomorphen ist das große Volumen des Schädels und das beträchtliche Gewicht des Gehirnes.

Schon Wallace sagte, die Wilden besäßen ein größeres Quantum von Gehirn, als dies für sie notwendig wäre und erblickte darin eine vom Standpunkte der natürlichen Auslese unverständliche Erscheinung. Schon die Formulierung der Frage, welche darauf hinausläuft, wieviel Gehirn ein Wilder nötig hat, ist keine ganz wissenschaftliche, allein sie lässt den obenerwähnten scharf ausgeprägten Unterschied zwischen dem Menschen und den Anthropomorphen besonders deutlich hervortreten. Von unserem Gesichtspunkte aus betrachtet konnte der Mensch eben aus dem Grunde, nachdem er die Zivilisation geschaffen hatte, als Sieger in dem Kampfe um das Leben auf dem Erdball hervorgehen, weil er eine Spezies mit hypertrophischem Gehirne repräsentierte. Beispiele von außerordentlicher, ja fast hypertrophischer Entwickelung einzelner Organe sind im Tierreiche ziemlich häufig anzutreffen, so z. B. die ungeheure Entwickelung der Leber bei einigen Crustaceen, die übermäßige Entwickelung des Geweihes bei dem ausgestorbenen *Cervus euryceros* u. a. m. Lässt sich die starke Entwickelung der Leber bei den Crustaceen auch als eine physiologische Notwendigkeit erklären, so finden wir doch für die fabelhafte Entwickelung des Geweihes bei *Cervus euryceros* keine Erklärung. Augenscheinlich ist hier infolge irgendwelcher Veränderungen in den Genital- oder Keimzellen die Hypertrophie eines Organes erfolgt, wie dies häufig in anormalen Fällen vorkommt. Das Auftreten einer Rasse mit außerordentlich stark entwickeltem Gehirne unter den Anthropomorphen hat das Entstehen menschlicher Kultur auf dem Erdball möglich gemacht, und die Bevölkerung des Erdballs würde bis zum heutigen Tage in ihrem primitiven Zustande verblieben sein, wenn diese Entstehung nicht stattgehabt hätte.

Immerhin bleibt es für mich noch durchaus nicht aufgeklärt, ob dieses Merkmal plötzlich oder allmählich aufgetreten ist.

Selbstverständlich ist der Unterschied zwischen dem Volumen des Schädels und dem Gewicht des Gehirns bei dem Menschen und den Anthropomorphen ein ganz ungeheurer. Das allergrößte mittlere Schädelvolumen bei den Primaten und zwar bei dem Gorilla beträgt bis zu 590 ccm, das kleinste mittlere Volumen bei

den niederen Menschenrassen — und zwar bei den Weddas — dagegen 1224 bei Männern und 1151 bei Frauen. Nur in einem einzelnen und dabei exklusiven Falle beobachtete Topinard ein Schädelvolumen von 623 cm bei einem Gorillamännchen.

Zieht man jedoch die spätere Berechnung des Schädelvolumens bei *Pithecanthropus* nach Dubois (1899) in Betracht, die auf den minimalsten Annahmen beruht, so erweist es sich, dass das Volumen bei den Affen 855 ccm erreichen; bei niederen Menschenrassen dagegen in einzelnen Fällen bis unter 1000 ccm herabgehen kann. So hat Flower bei den Weddas einen weiblichen Schädel von 960 ccm Volumen zu Gesicht bekommen.

Ein gleiches Herabgehen unter 1000 ccm wird von anderen Forschern für Australierinnen (Turner) und Indianer (Morton) beschrieben.

Hat man es danach noch nötig, für die Erklärung der Entstehung dieses Merkmales die Mutationstheorie zu Hilfe zu nehmen, und können wir in diesem, wie auch in vielen anderen Fällen für die Vollständigkeit der paläontologischen Daten Bürgschaft leisten?

Mir scheint, dass uns in diesem, wie auch in vielen anderen Fällen, unbedingt weder zugunsten der Mutation noch zugunsten der Flexuation entscheidende Argumente vorliegen.

Nach Analogie mit den Anomalien könnten wir die Möglichkeit der Entstehung einer Rasse von Pygmäen, einer Rasse von Albinos, wenn eine solche existieren würde u. dgl. m. durch Mutation zulassen. Ob wir mit Nuesch (1903) für die Pygmäenrasse zwei Urrassen (eine kleine helle und eine größere schwarze) annehmen, oder mit E. Schmidt (1904) nur eine einzige Urrasse, — die Möglichkeit eines plötzlichen Auftretens solcher Rassen bleibt dieselbe. Allein zwischen diesen Pygmäen, deren mittlere Höhe bei Männern 144 cm, bei Frauen 134 cm beträgt, und den normalen Rassen besteht eine Reihe von Übergängen, wie z. B. die Bewohner der Andamanainseln, die Buschmänner u. a. m.

Andererseits zeichnen sich einige niedrigste Menschenrassen, wie die Weddas u. a. m. ebenfalls durch sehr geringe Körpergröße aus. Auch in der Frage über den Ursprung der Pygmäenrassen weisen demnach indirekte Betrachtungen scheinbar auf eine allmähliche Erwerbung dieses Merkmales hin. Im allgemeinen jedoch spricht das vergleichend-anatomische Studium der Anthropomorphen und der niedrigsten Menschenrassen durchaus nicht zugunsten einer Anwendung der Mutationstheorie in der Frage über die Abstammung des Menschen. Ebenso weist auch das vergleichend-anatomische Studium der Menschenrassen überall eher auf eine Allmählichkeit als auf eine Plötzlichkeit der bei diesen sich abspielenden Veränderungen hin.

VIII.

Können wir in bezug auf die stattgehabten und noch stattfindenden Veränderungen innerhalb der Gattung *Homo* die Mutationstheorie nicht heranziehen, so müssen wir uns naturgemäß der Frage über die Rolle anderer Faktoren zuwenden, und zwar über die Rolle der natürlichen und künstlichen Auslese in den Geschicken der Menschheit. Diese Frage ist der Gegenstand einer ungeheuren Literatur, allein ich werde einstweilen nur die eine Seite dieser Frage berühren, und zwar die allmähliche Ersetzung der natürlichen Auslese durch die künstliche; ich stimme dabei mit der Ansicht derjenigen Forscher überein, welche annehmen, der Prozess der Auslese dauere in der menschlichen Gesellschaft auch noch bis zum heutigen Tage fort.

Ein wesentliches Beweisstück für die wichtige Rolle der natürlichen Auslese in der prähistorischen Epoche bietet uns die geographische Verbreitung des kurzschädeligen und des langschädeligen Typus in Europa, wovon wir eine anschauliche Darstellung auf der Karte zu den „Crania Suecica" von G. Retzius finden (vgl. Branco, 1902). Eine bedeutende Beimischung des langschädeligen Typus hat sich in den Grenzgebieten Europas erhalten — und zwar in Skandinavien, im Norden Mitteleuropas, in Großbritannien, auf der Pyrenäischen Halbinsel, in Italien, Griechenland und auf den Inseln Südeuropas —, während der ganze zentrale Teil hauptsächlich von Kurzschädeln besetzt ist, welche wahrscheinlich in Gestalt eines mächtigen Stromes aus Asien nach Europa herübergeflutet waren und die Langschädel nach den peripheren Teilen verdrängt hatten.

Andererseits hat Ammon (1893) nachgewiesen, dass die Langschädel in der städtischen Bevölkerung Badens einen größeren Prozentsatz ausmachen, als in der Landbevölkerung; hieraus kann man den Schluss ziehen, dass das Stadtleben Bedingungen bietet, an welche die Langschädel besser angepasst sind als die Kurzschädel. Allerdings können wir den Schwankungen des Cephalindex nicht mehr dieselbe Bedeutung beilegen, wie dies von seiten der alten Schule von Anthropologen geschehen ist, allein diese Reflexion bezieht sich nur auf die Schlussfolgerungen von Ammon, während die Verschiedenheit in dem Rassencharakter der langschädeligen und der kurzschädeligen Bevölkerung der prähistorischen Bevölkerung Europas wohl kaum bestritten werden kann.

Ist es auch einem jeden verständlich, dass die internationalen Beziehungen bis jetzt die Sphäre des Kampfes ums Dasein nicht überschritten haben, so ist doch andererseits das Vorhandensein eines solchen Kampfes sowie die Offenbarung der natürlichen Auslese innerhalb ein und derselben politischen und ethnographischen Einheit noch lange nicht so klar und anschaulich. Im übrigen lässt sich, abgesehen von der oben angeführten und anfechtbaren Aus-

legung der von Ammon festgestellten Tatsache, der Gedanke von der natürlichen Auslese in seiner weitesten Auffassung ganz bequem auf die Erklärung einer ganzen Reihe von sozialen Erscheinungen anwenden.

Die allgemein bekannte Tatsache der verhältnismäßig großen Kräftigkeit und Ausdauer der Landbevölkerung im Vergleich mit der Bevölkerung der Städte lässt sich, worauf auch Ammon hingewiesen hat, nicht sowohl durch den Unterschied in den Lebensbedingungen (um so mehr als dieser Unterschied in verschiedenen Hinsichten zuungunsten des Dorfes ausfällt), als durch die außerordentlich hohe Sterblichkeit unter den Kindern der Landbevölkerung erklären, durch welche das Überleben ausschließlich physisch kräftiger und ausdauernder Individuen garantiert wird.

Der gleiche Gesichtspunkt und dieselbe Erklärung des Unterschiedes wird von Reid in bezug auf den Alkoholismus bei ein und derselben Rasse in den verschiedenen Perioden ihres historischen Lebens wie bei den höher und geringer kultivierten Rassen angewendet. Die letzteren neigen, wie allgemein bekannt ist, mehr zum Alkoholgenuss, und die furchtbare Gier einiger farbiger Rassen nach Branntwein kann mit der gleichen Gier der höherstehenden Affen verglichen werden, welche sich ebenfalls nicht selten bis zum Tode betrinken. Der in dieser Beziehung bestehende Unterschied fällt sehr anschaulich in die Augen, wenn man zum Vergleiche Völkerschaften heranzieht, welche zwar einer gemeinschaftlichen Rasse angehören, aber auf verschiedenen Stufen der Kultur stehen, z. B. den Russen einerseits und den Deutschen oder Franzosen andererseits.

Nach den von Dr. Mendelsohn gesammelten Daten steht das Verhältnis der im Jahre 1901 in St. Petersburg von der Polizei in betrunkenem Zustande arretierten Personen zu der Bevölkerungszahl wie 1 : 23, in Berlin dagegen 1 : 315 und in Paris 1 : 20000 (Mittel der letzten 10 Jahre)[1]).

In St. Petersburg vergiften sich jährlich mit Alkohol (d. h. betrinken sich zu Tode) 200 Menschen und außerdem sterben noch 300 Menschen indirekt infolge Betrunkenheit.

Reid schreibt die erwähnten je nach der Kultur auftretenden Veränderungen in bezug auf den Alkoholismus dem Umstande zu, dass Individuen und Familien, welche Neigung zum Alkohol aufweisen, allmählich aussterben. Auf diese Weise sind diejenigen Individuen und Familien, welche sich durch Unmäßigkeit, Mangel an Selbstbeherrschung und Bemeisterung sowie überhaupt durch expansive Natur auszeichnen, allmählich unter dem Einfluss des Alkoholismus ausgestorben.

Den gleichen Standpunkt kann man auch auf die Auslegung

1) Die letzte Zahl ist nach den Ausführungen des Verfassers mit den zwei ersten nicht vergleichbar.

einer ganzen Reihe von Veränderungen im Charakter eines Volkes bei zunehmender Entwickelung der Kultur anwenden. Kriege, blutige Zusammenstöße, Zweikämpfe, überhaupt alle Arten von Blutvergießen haben vor allem die Vernichtung derjenigen Individuen herbeigeführt, welche sich am leichtesten entzündeten und in Zusammenstöße verwickeln ließen, gleichzeitig aber auch sich durch unbarmherzige Grausamkeit auszeichneten, die es ihnen gestattete, mit verhältnismäßiger Ruhe fremde Leiden mit anzusehen. Das Blutvergießen hat sich selbst die Wurzeln beschnitten. Der Untergang einzelner, durch hervorragenden Altruismus ausgezeichneter Personen für eine Idee, verändert naturgemäß nichts an dem allgemeinen Charakter dieses Jahrhunderte andauernden Prozesses.

Überhaupt schieden die am meisten expansiven und am wenigsten ausgeglichenen Individuen infolge der Wirkung des Alkoholismus, des Blutvergießens und einiger anderer Faktoren, von welchen später die Rede sein wird, allmählich aus der Masse aus, während diejenigen Personen, welche sich durch Selbstbeherrschung und Gleichmütigkeit ihres Wesens auszeichneten, das Übergewicht bekamen.

IX.

Kriegerischer Geist, herausfordernde Streitsucht, rasche Entflammbarkeit, persönlicher Wagemut — alle diese Eigenschaften spielten eine ungeheure Rolle bei der Kriegführung mit primitiven Kampfesmitteln, welche in einem bestimmten Stadium der historischen Entwickelung die fast fortwährende Beschäftigung eines großen Teiles des Volkes ausmachte.

Allein diese selben Eigenschaften haben bei weitem nicht die gleiche Bedeutung für die friedlichen Beziehungen innerhalb eines Staates oder zwischen verschiedenen Staaten, ja sie erweisen sich hier bisweilen sogar als schädlich. Dagegen spielen ruhige Selbstbeherrschung, beständig ausgeglichenes Wesen, ein gewisses inneres Gleichgewicht in den friedlichen Beziehungen und im Zusammenleben eine außerordentlich große Rolle. Die Menschheit passte sich demnach in der Person ihrer vorgeschrittenen Rassen immer mehr und mehr den friedlichen Formen des Zusammenlebens an. Die Ausmerzung der am meisten nach Blut dürstenden und sich fremden Leiden gegenüber am passivsten verhaltenden Individuen hat noch eine andere Erscheinung zur Folge gehabt, welche wir die Verfeinerung des Nervensystems und die Zunahme der Sensibilität nennen wollen. Wir sind jetzt nicht mehr imstande, jene blutigen Schauspiele mit anzusehen, welche verhältnismäßig vor nicht langer Zeit eine Quelle des Genusses für die Menschheit bildeten, wie z. B. die Gladiatorenkämpfe und überhaupt die kriegerischen Spiele, deren Realismus bis zum wirklichen Tode reichte.

Augenscheinlich ist in der Verfeinerung des Nervensystems

und der gesteigerten Sensibilität bei dem Kulturmenschen die Ursache für humane Behandlung, Philanthropie, Selbstaufopferung und überhaupt für alle altruistischen Gefühle zu suchen. Religiöse und Moralpredigten erzielen, wie dies von Richet ausführlich dargelegt worden ist, nur dann günstige Resultate, wenn sie auf einen durch die Auslese und die Kultur vorbereiteten Boden fallen; ist dies jedoch nicht der Fall, so führt selbst die höchste Moral, wie diejenige des Christentums, nur zu einer Entstellung derselben, wie wir dies bei den Wilden sehen und wie es im Mittelalter auch in Europa noch der Fall war.

Diese Verfeinerung des Nervensystems ist nicht allein durch die Tätigkeit der Auslese bedingt, sondern vielleicht auch noch durch andere Faktoren. Das Mitgefühl für Leiden setzt unbedingt eine so hoch entwickelte Einbildungskraft voraus, dass der Mensch imstande ist, die Leiden eines anderen Wesens in Gedanken auf sich selbst zu übertragen und überhaupt sich an die Stelle dieses Wesens zu versetzen, möge es ein Mensch oder ein Tier sein. Eine solche Einbildungskraft geht den Tieren vollständig ab und diese letzteren kennen daher kein Mitgefühl. Sie ist bei den primitiven Rassen schwächer ausgebildet als bei den kultivierten Rassen und das Mitgefühl ist daher bei ersteren lange nicht so stark ausgebildet wie bei den letzteren. Das von der Entwickelung der Einbildungskraft abhängige Mitleidensgefühl, die Verfeinerung des Nervensystems und die Zunahme der Sensibilität wirken bei feindseligen Beziehungen und blutigen Zusammenstößen direkt schädlich, dagegen bilden sie die Grundlage aller friedlichen sozialen Beziehungen der Menschen untereinander.

Wie sehr der Krieg aufgehört hat mit der Stimmung der Menschheit zu harmonieren, und bis zu welchem Grade er die Kräfte ihres Nervensystems übersteigt, geht aus einer Menge von Tatsachen hervor. Hierher gehört die Entstehung einer ganzen Reihe von Sekten, deren Anhänger prinzipielle Gegner des Krieges und der Vergewaltigung sind (in der Art der russischen Duchoborzen, der Mennoniten etc.), ferner das Zunehmen der Zahl von Deserteuren in vielen Armeen (dieselbe beträgt in der Armee der Vereinigten Staaten bis zu 15%); endlich spricht hierfür auch die von verschiedenen Seiten bestätigte Tatsache der außerordentlich großen Anzahl von psychischen Erkrankungen während des russisch-japanischen Krieges. Die Zahl solcher Erkrankungen war so bedeutend, dass sich die Errichtung spezieller psychiatrischer Hospitäler auf dem Kriegsschauplatze als notwendig herausstellte, — eine Erscheinung, welche in der Geschichte der Kriege wohl zum ersten Male vorgekommen ist. Es ist wohl möglich, dass dem Kriege in der erwähnten Veränderung des menschlichen Nervensystems der allergefährlichste und dabei wahrscheinlich ein unbesiegbarer Feind erstehen wird.

X.

Die erste Andeutung einer künstlichen Auslese finden wir auch bei den Tieren, allein hier erfolgt diese Auslese instinktiv. Darwin unterscheidet zwei Arten von künstlicher Auslese: eine bewusste und eine unbewusste. Wir ziehen für erstere die Bezeichnung einer methodischen, für die zweite die einer zufälligen Auslese vor. In dem Falle der sogenannten unbewussten Auslese handelt der Mensch ohne einen deutlich zum Bewusstsein kommenden Zweck, allein auch diese Gestalt der Auslese ist nicht denkbar ohne Teilnahme des Bewusstseins. Wenn wir uns andererseits damit einverstanden erklären, dass gewissen Tieren erste Erscheinungen der künstlichen Auslese eigentümlich sind, so müssen wir gerade diese Form der Auslese für eine unbewusste ansehen. Ich meine damit die Beziehungen, wie sie zwischen den Ameisen der Gattung *Eciton* und einigen Pflanzen, sowie zwischen anderen Ameisen und gewissen Myrmecophilen, wie z. B. den Blattläusen bestehen. Diese instinktiven Beziehungen erinnern in vieler Hinsicht an die Beziehungen zwischen dem Menschen und den domestizierten Tieren und Pflanzen.

Allerdings stellen es sich die betreffenden Ameisen nicht zur Aufgabe, irgendeine neue Rasse zu züchten, aber auch die Menschheit lässt sich auf den ersten Schritten in der Anwendung der künstlichen Auslese ebenfalls nur durch Zwecke der Domestizierung leiten. In bezug auf die Termitophilen hat Wasmann (1899) nachgewiesen, dass einige Züge in ihrer Lebensweise unzweifelhaft im Zusammenhange mit ihrer Organisation stehen. Es ist wohl möglich, dass die Pflege, welche die Ameisen den Blattläusen angedeihen lassen, irgend einen Einfluss auf die Organisation dieser letzteren durch Auslese ausgeübt hat, so wie dies bei der Pflege vieler Haustiere durch den Menschen der Fall gewesen ist. Aus allem diesem können wir schließen, dass gewissen Tieren unbewusste Offenbarungen einer künstlichen Auslese eigentümlich sind, deren Vorhandensein zu Erscheinungen führt, welche der Domestizierung nahekommen.

Die Rolle der natürlichen Auslese in der modernen Gesellschaft scheint mir die folgende zu sein: die natürliche Auslese führt unausbleiblich zum Siege der friedliebenden und mitfühlenden Elemente auf Kosten der kriegerischen und durch Mangel an Gefühl ausgezeichneten Elemente. In dem gleichen Sinne wirkt ein anderer mächtiger Faktor — die künstliche Auslese, welcher auch in Zukunft weiter wirken wird.

Der erste Schritt in dieser Richtung erfolgte bei dem Menschen schon vor sehr langer Zeit und die künstliche Auslese bezog sich ursprünglich auf die Beziehungen des Menschen zu anderen Tieren: schon zu einer Zeit, als die Morgenröte über der Menschheit erst

im Aufsteigen begriffen war, erwies sich die Mehrzahl der Haustiere als bereits dem Menschen unterworfen. Es versteht sich von selbst, dass der Mensch sich zuerst das zu eigen machte, wessen er ohne besondere Mühe habhaft werden konnte, d. h. er domestizierte diejenigen Tiere, deren günstige Eigenschaften als Haustiere ihm gesichert erschienen. Es erweist sich jedoch, dass der Menschheit während der Periode ihres kulturellen Lebens sehr wenig in dieser Richtung zu schaffen blieb, indem der prähistorische Mensch bereits den größten Teil dieser Aufgabe erfüllt hatte.

Indem die Menschheit die Idee einer künstlichen Auslese auf ihre Beziehungen zu den Tieren übertrug, konnte sie nicht umhin, diese Idee auch in die Beziehungen der Menschen untereinander hereinzutragen. Die Knechtschaft oder Sklaverei war durch den Krieg hervorgerufen, d. h. durch den Kampf ums Dasein, allein der Gedanke, die Kriegsgefangenen zu Arbeiten zu verwenden und ihre Nachkommen zu Haustieren zu machen, ist mit dem Gedanken an eine künstliche Auslese zwar nicht identisch, aber demselben doch immerhin verwandt. Eine Sklaverei entstand auch bei den Ameisen, jedoch nur auf instinktivem Wege; allein die anfängliche Voraussetzung, die Sklaverei hätte bei den Ameisen, wie dies auch in der Geschichte der Menschheit der Fall ist, das Auffressen der Kriegsgefangenen ersetzt, scheint sich nicht zu bewahrheiten. Sorgfältige Beobachtungen von Wasmann (1905) legen dafür Zeugnis ab, dass die Sklaverei der Ameisen durch Begründung der sogenannten Adoptionskolonien entstanden ist, d. h. solcher Kolonien, welche durch Weibchen einer Art unter Beihilfe von Arbeiterinnen einer anderen Art gebildet wurden.

Der Kindermord war im Altertum sehr verbreitet und sogar durch Gesetze geheiligt. Er wurde im alten Griechenland, im alten Germanien, in Russland bei den Donischen Kosaken und den Bergvölkern des Kaukasus ausgeübt. Auch bis zum heutigen Tage besteht dieser Brauch bei den Wilden der dichtbevölkerten Inseln des Stillen Ozeans, bei den Eskimos, den Tasmaniern, den Dajaks und er ist sogar sehr verbreitet bei den Chinesen. In einigen Fällen werden nur Mädchen, in anderen auch Knaben getötet, wenn diese letzteren missgestaltet oder kränklich sind. Augenscheinlich ist dieser Brauch, welcher zu einer Beschränkung der Bevölkerungszunahme führt, auf eine erschreckende Armut zurückzuführen, allein der Gedanke einer Auslese ist in demselben doch mit ziemlicher Deutlichkeit ausgesprochen.

Den Charakter einer künstlichen Auslese trug auch die Beseitigung verschiedener antisozialer verbrecherischer Elemente aus der Gesellschaft, indem diese Elemente ihres Willens und ihres Lebens beraubt wurden; allein diese Waffe wandte sich bisweilen auch gegen ausgesprochen altruistische Elemente, wenn diese letz-

teren der herrschenden gesellschaftlichen Stimmung entgegengesetzt gesinnt waren.

Die künstliche Auslese ist an und für sich weder wohltätig noch schädlich: es kommt dabei ausschließlich auf die Ziele an, welche sie verfolgt, sowie auf die Form, in welcher sie zum Ausdruck kommt. Die Kultur hat dieser Auslese andere Ziele und andere Aufgaben angewiesen, als diejenigen es sind, welche von den Wilden und den Völkern des Altertums verfolgt wurden; auch hat sie diese Auslese in mildere Formen geleitet, indem unser verfeinertes Nervensystem nicht mehr imstande ist den Anblick fremder Qualen gleichgültig zu ertragen. Die Menschen können sich nicht mehr glücklich fühlen, wenn nebenbei andere Menschen leiden. Die ursprünglichen Formen der Auslese — der Kindermord und die Sklaverei — sind zur Unmöglichkeit geworden und es wird niemandem mehr einfallen, sich von dem Anblick eines Leidenden dadurch zu befreien, dass er letzteren tötet. Die Auslese hat eine andere Richtung angenommen: es sollen die Leiden anderer erleichtert werden. Für die Erfüllung dieser Aufgabe stehen der Menschheit zwei Mittel zu Gebote: ein schwächeres — die Philantropie, und ein kräftigeres — die Einmischung des Staates zugunsten des ärmsten Teiles der Menschheit. Es ist mehrfach darauf hingewiesen worden, dass die Unterstützung der Schwachen und die Hilfeleistung an die Kränklichen die Menschheit zu entarten drohen. Allein die Menschheit wird, nachdem sie einmal den Weg der künstlichen Auslese beschritten hat, natürlich in dieser Auslese selbst Mittel finden, auch gegen diese Kalamität vorzugehen.

Einstweilen erscheint es uns noch eigentümlich, ja fast lächerlich, dem Rat eines Arztes zu folgen, indem wir auf eine beabsichtigte Ehe verzichten.

Aber die Zeiten ändern sich, und die Begriffe, um derentwillen die gegenwärtige Menschheit bereit ist, sich aufzuopfern, können mit der Zeit veraltet erscheinen und es werden an ihre Stelle neue, nicht weniger anspruchsvolle und nicht weniger beachtungswerte Begriffe treten. Es ist wohl möglich, dass die Idee einer künstlichen geschlechtlichen Auslese, begründet auf der Beseitigung schwächlicher Individuen von der Zeugung sich zu dem Begriffe einer moralischen Pflicht ausbildet. Ist doch das Bewusstsein der Schädlichkeit blutschänderischer Ehen bis zu dem Grade eines Pflichtgefühles herangewachsen, während solche Ehen auf den ersten Stufen in der Entwickelung der Menschheit eine ganz gewohnte Erscheinung bildeten. Es ist auch darauf hingewiesen worden, dass der Menschheit, in ihrem Kampfe mit der Entartung, mit der Zeit auch die geschlechtliche Auslese zu Hilfe kommen wird, deren Rolle unzweifelhaft eine um so bedeutendere sein

wird, je mehr die Frau sich von der ökonomischen Knechtschaft befreit. Natürlich wird es vorkommen können, dass auch eine unabhängige Frau einen kränklichen oder hilflosen Mann heiratet, namentlich wenn man die wichtige Rolle im Auge behält, welche das Gefühl des Mitleids und der Selbstaufopferung in der Psychik des Weibes spielt. Doch werden wenigstens jene Fälle ausgeschieden werden, wo derartige Ehen durch die verzweifelte Lage der Frau, deren Ermattung im Lebenskampfe und den Durst nach den Freuden des Lebens bedingt sind.

Kehren wir nunmehr zu der Frage über die zukünftige Rolle der künstlichen Auslese zurück. Man wird mit Bestimmtheit voraussagen können, dass die natürliche Auslese allmählich durch die künstliche verdrängt werden wird. In Gestalt schüchterner Schritte einer halbwilden Menschheit im Gebiete der Domestizierung entstanden, wird die künstliche Auslese unausbleiblich allmählich nicht allein die sozialen, sondern auch die internationalen Beziehungen umfassen. Der Schutz der schwachen und unkultivierten Rassen durch starke Kulturrassen, welcher einstweilen einen philantropischen Charakter trägt und gegenwärtig eine seltene Ausnahme bildet (wie z. B. das Verhalten der Vereinigten Staaten gegenüber den Indianern oder der russischen Regierung gegenüber einigen Fremdvölkern Sibiriens), wird zu einer allgemeinen Regel werden und konsequenter durchgeführt werden können. Denn keine einzige Rasse ist so schlecht, dass sie nicht ihren Platz in der allgemeinen Kulturarbeit der Menschheit finden könnte. Gegenwärtig können wir uns nicht einmal vorstellen, welche Formen die Herrschaft der künstlichen Auslese annehmen wird. Wir können nur die Überzeugung hegen, dass die künstliche Auslese zu denselben Resultaten führen wird, zu welchen uns die natürliche Auslese bisher leitete und weiterhin geleitet haben würde, d. h. zu der Entstehung einer für das kulturelle Leben am meisten angepassten Rasse. Allein während die natürliche Auslese ihren Erfolg mit dem Preise von Millionen von Leben und unendlicher Leiden erkauft, wird die künstliche Auslese dieselben Resultate ohne Opfer an Leben und mit einer minimalen Menge von Leiden erzielen. Derjenige Mensch, welcher freiwillig oder auf Grund der herrschenden Gesetze auf eine wünschenswerte Ehe verzichtet, wird naturgemäß viele schwere Augenblicke durchmachen. Allein wie sehr wird dabei die Art und Weise des Leidens selbst gemildert, wenn man sich in Erinnerung ruft, dass die natürliche Auslese derartige Fragen durch Kämpfe der Männchen auf Tod und Leben löste. Nur diese Kämpfe allein konnten die Beitigung der Schwachen und kranken Männchen von der Teilnahme an der Erzeugung einer Nachkommenschaft sicherstellen.

Nunmehr begreifen wir die nur scheinbare Wohltat der Faktoren der natürlichen Auslese, auf welche wir hinwiesen, als von

dem Alkoholismus, Blutvergiesen und ähnlichen Erscheinungen die Rede war. Die Menschheit könnte in bezug auf jene Faktoren nur in dem Falle von einer Wohltat reden, wenn dies der einzige vorhandene Weg wäre. Sobald aber der Menschheit durch ihr Bewusstsein ein anderer Weg angewiesen wird, welcher zu denselben Resultaten führt, ohne jedoch tödliche und furchtbare Leiden zu fordern, hat dieselbe kein Recht mehr von einer Wohltat des Kampfes ums Dasein und der natürlichen Auslese zu reden.

XI.

Es lässt sich unschwer erkennen, dass der künstlichen Auslese, selbst wenn man deren niedrigsten Formen, wie die Domestizierung der Tiere und einige Arten der Sklavenhalterei in Betracht zieht, immerhin ein anderes Prinzip zugrunde liegt als der natürlichen Auslese: letztere stützt sich auf den Kampf ums Dasein, während die Domestizierung und die Sklavenhalterei eher an eine Kooperation oder genauer gesagt, an eine Symbiose erinnern.

Es sind Versuche unternommen worden, aus der Tatsache, dass die Symbiose keine seltene Erscheinung in der Tierwelt ist, auf die weitgehende Verallgemeinerung zu schließen, in der Natur herrschten zwei Prinzipien: dasjenige einer Konkurrenz, wie es in dem Kampf ums Dasein zutage tritt, und dasjenige einer Kooperation, wie es in der Symbiose seinen Ausdruck findet. Allein augenscheinlich verdankt die Symbiose selbst ihre Entstehung dem Kampfe ums Dasein und ist auf die gleiche Weise entstanden, wie dies bei den Bündnissen von Völkern der Fall ist, d. h. zum Zwecke gemeinsamen Schutzes oder gemeinsamen Angriffes. Die geringe Festigkeit der bei der Symbiose herrschenden Beziehungen wird durch den Umstand bewiesen, dass viele Formen des Parasitismus aus einer Symbiose entstanden sind: das Gleichgewicht braucht nur in ganz geringem Maße erschüttert zu werden, um ein friedliches Zusammenleben in das Leben eines Tieres auf Kosten eines anderen Tieres übergehen zu lassen. Das Prinzip der Kooperation spielt in der Natur eine nur untergeordnete Rolle. Es besteht in einer gegenseitigen Hilfe im Interesse des Kampfes — und hat keinen weiteren Zweck.

Es besteht außerdem ein gewisser Unterschied in der Anwendung des Prinzips der Kooperation in der menschlichen Gesellschaft und dessen Anwendung in der Tierwelt.

So groß die Analogie in der Entwickelung der Sklavenhalterei bei den Ameisen und Menschen auch sein mag, so ist dies doch nichts weiter wie eben eine Analogie. Bei ersteren ist es ein dauerhaftes Instinkt, bei letzteren — eine historische Phase in der Entwickelung: bei ersteren handeln sowohl die Sklavenhalter wie auch die Sklaven selbst unbewusst, indem sie sich diesem durch

die Auslese hervorgebrachten Instinkt unterwerfen, bei letzteren dagegen ist das Halten von Sklaven eine bewusste durch Zwang ausgeführte Handlung, welche jedoch natürlich in das allgemeine und vielleicht auch unvermeidliche Schema der historischen Entwickelung der Menschheit hereingehört.

Dieser Unterschied ist durch das allgemeine Gesetz von dem Ersatz der unbewussten Instinkte bei dem Menschen durch bewusste bedingt, ein Gesetz, welches von L. Stephen ausführlich dargelegt worden ist.

Das Prinzip der Kooperation findet demnach eine nur sehr beschränkte Anwendung im Tierreiche, während die Menschheit von diesem Prinzip im weitesten Maße Gebrauch macht. Die Menschheit hat bereits auf ihren ersten Schritten die Kooperation angewandt und wird dieses Prinzip zweifelsohne bis weit über die Grenzen seiner gegenwärtigen Anwendung hinaus weiter entwickeln. Wenn das Prinzip der Kooperation aus dem Rahmen der Nationalität heraustreten und zu einem Regulator der internationalen Beziehungen werden wird, dann kann die natürliche Auslese, welche diese Beziehungen gegenwärtig charakterisiert, durch die künstliche Auslese ersetzt werden und der Krieg wird dann zu einem Anachronismus. Die allmähliche Verdrängung des Prinzips des Kampfes und der natürlichen Auslese durch das Prinzip der Kooperation und der künstlichen Auslese in der Menschheit berechtigt uns zu der Hoffnung auf einen endgültigen Sieg dieses letzteren Prinzips. Die Menschheit ist zu verständig um, einmal auf diesem Wege angelangt, von demselben wieder abzuweichen und wird früher oder später zu einem Bündnis der gesamten Menschheit zum Kampfe gegen die Natur gelangen.

XII.

Ich habe mit Absicht einen Faktor bis jetzt mit Stillschweigen übergangen, welchem von einigen Soziologen eine außerordentliche Bedeutung zugemessen wird: es ist dies der erziehende Einfluss der Kultur.

Allein ich stelle mich in dieser Hinsicht auf den Standpunkt von Weismann und nehme an, dass eine jegliche Erziehung einen nur individuellen Charakter trägt, d. h. dass sie sich nur auf dasjenige Individuum erstreckt, welches erzogen wird, während auf dessen Nachkommenschaft nur das Resultat und zwar wiederum nur durch eine gleiche Erziehung übertragen werden kann. Was die Frage von der Übertragung der von den Eltern erworbenen Merkmale auf deren Nachkommen betrifft, so besitzen wir ja eigentlich nur die Angaben von Standfuß (1899) und Fischer (1901) bezüglich der Übertragung von Veränderungen in der Färbung bei Schmetterlingen, wobei diese Veränderungen durch die Einwirkung

anormaler Temperaturen auf die Puppen hervorgerufen wurden. Es ist dabei zu bemerken, dass sich bei den Insekten im Puppenstadium sehr tiefeingreifende Prozesse histolytischen Charakters abspielen und dass der auf die Puppe ausgeübte Einfluss mit dem auf die Imago ausgeübten Einfluss nicht gleichbedeutend ist. Außerdem betreffen alle diese Veränderungen nicht morphologische Eigentümlichkeiten sensu stricto, sondern nur die Färbung. Letztere steht dagegen augenscheinlich in engem Zusammenhang mit einer ganzen Reise physiologischer Funktionen und nimmt außerdem als spezifisches Merkmal eine ganz besondere Stellung ein. Die von Schmankewitsch an *Artemia* angestellten Versuche können durch die Untersuchungen von Anikin (1889) und Butschinsky (1901) als durchaus widerlegt angesehen werden.

Ich kann nicht umhin, auf einen weiteren Faktor hinzuweisen, welcher mit den vorhergehenden zwar in engem Zusammenhang steht, bisher aber zu wenig Beachtung gefunden hat. Es ist schon längst auf die Tatsache einer erblichen Übertragung der Fähigkeit zu intellektueller Arbeit als auf ein Argument zugunsten der Erblichkeit der Erziehung hingewiesen worden. In der Tat erscheinen Kinder intelligenter Eltern, wenigstens anfangs, besser für den Unterricht und für geistige Beschäftigungen befähigt, als Kinder nicht intelligenter Eltern; allein andererseits liegen Betrachtungen vor, welche gegen die Möglichkeit einer Vererbung geistiger Eigentümlichkeiten sprechen, wenn diese letzteren nicht eine Folge der physischen Organisation sind Rawitz, 1904) und es will mir scheinen, als könne man dieser Tatsache eine ganz andere Auslegung geben. Ebenso allgemein bekannt ist auch die Tatsache, dass Menschen, welche sich ihr ganzes Leben hindurch mit physischer Arbeit abgegeben haben, durchaus keine geistigen Anstrengungen vertragen. Setzt man einen kräftigen und gesunden, aber gänzlich ungebildeten Bauern an das Alphabet, so wird er nach kurzer geistiger Anstrengung nicht selten in Ohnmacht fallen. Die Physiologen erklären diese Erscheinung dadurch, dass sich bei geistiger Ermüdung in dem Nervensystem Toxine ansammeln, welche dasselbe vergiften und eine Ohnmacht hervorrufen.

Weichard (1905) gewann aus erschöpften Muskeln den Auszug eines Toxines, welcher in das Blut eines anderen Tieres eingeführt, Ermüdungserscheinungen, in kleineren Dosen dagegen die Bildung eines entsprechenden Antitoxins im Blute des Versuchstieres hervorrief.

Die Ursache, warum die Kinder intelligenter Eltern besser zu geistiger Arbeit befähigt sind, kann von zweierlei Art sein. Sie kann einmal individuell sein, indem diese Kinder früher zu lernen beginnen als die Kinder nicht intelligenter Eltern und ihr Organismus sich allmählich an die Erzeugung des nötigen Antitoxins ge-

wöhnt. Die Ursache dieser Erscheinung kann aber auch erblich sein, indem die Vergiftung des Körpers mit dem Ermüdungstoxin und der Antrieb zur Bildung des Antitoxins während des fötalen Lebens oder sogar bereits durch die Genitalzellen auf die Nachkommenschaft übertragen wird. Ich stelle mich hierbei auf den Standpunkt, dass das Toxin und das Antitoxin der Muskelermattung nicht identisch sind mit dem Toxin und dem Antitoxin der Nervenermattung, indem Menschen, welche öfters eine Ermüdung der Muskeln erfahren, nicht imstande sind selbst eine geringfügige Nervenermüdung zu ertragen und umgekehrt.

Die Vergiftung der Genitalzellen ist eine in anderen Fällen so feststehende Tatsache, dass ihrer Annahme an und für sich nichts im Wege steht. Durch eine solche Vergiftung erklärt sich die Einwirkung des Alkoholismus auf die Nachkommenschaft, die Vererbung gewisser Krankheiten, wie z. B. die Epilepsie, sowie die Vererbung einiger Formen von Immunität. In allen diesen Fällen kann die Übertragung sowohl durch die weiblichen, wie auch durch die männlichen Genitalzellen erfolgen.

Einige Fälle der Erblichkeit von Epilepsie bedürfen übrigens an und für sich noch einer Bestätigung. Der tatsächlichen Übertragung der Epilepsie, welche bei Meerschweinchen durch Schläge auf den Kopf hervorgerufen wurde, auf die Nachkommen, wie sie aus den Versuchen von Brown-Secquard hervorgeht, kann jene Tatsache gegenübergestellt werden, dass von Sommer (1900) ebenfalls bei Meerschweinchen, aber infolge Durchschneidung des N. ischiadicus hervorgerufene Epilepsie nicht anf die Nachkommenschaft übertragen wurde. Außer der Erblichkeit der Epilepsie haben wir jedoch noch eine ganze Reiche von Tatsachen, auf Grund deren die Möglichkeit zugegeben werden muss, dass im Blute eines Tieres enthaltene Substanzen eine Einwirkung auf dessen Genitalzellen, und durch diese auf die physiologischen, keineswegs aber auf die morphologischen Eigentümlichkeiten der Nachkommen ausüben können (vgl. Emery, 1893 u. folg.).

Dieses ist der Grund, warum ich, als von der Verfeinerung des Nervensystems und der erhöhten Sensibilität bei den Kulturvölkern die Rede war, den Vorbehalt machte, die natürliche Auslese könne im gegebenen Falle vielleicht nicht die einzige Ursache einer solchen Veränderung darstellen. Es ist wohl möglich, dass die geistige Anstrengung und die geistige Entwickelung überhaupt von einer Anhäufung solcher Toxine begleitet wird, welche in der gleichen Weise auf das Nervensystem einwirken und vielleicht auch ebenso dazu befähigt sind, auf die Genitalzellen und folglich auch auf die Nachkommenschaft eine Einwirkung auszuüben.

Durch die drei angeführten Faktoren — die natürliche Auslese, die künstliche Auslese und die Intoxikation der Genitalzellen —

wird die Progressivität der Veränderungen des Menschengeschlechts unter der Voraussetzung individueller Variationen zur Genüge aufgeklärt.

Wenn Mutationen in der Vergangenheit der Menschheit eine Rolle gespielt haben würden und wenn sie sich periodisch offenbart hätten, so könnten wir mit vollem Rechte hoffen, dass es der Menschheit beschieden sein wird, mit der Zeit einmal eine neue Mutationsperiode anzutreten und vielleicht in beschleunigtem Tempo eine Rasse hervorzubringen, welche noch höher steht als alle jetzt auf dem Erdball vorhandenen Rassen. Allein die Vergangenheit lehrt uns, dass eine solche Hoffnung leichtfertig wäre. Von den drei erwähnten Faktoren kann der Mensch einstweilen nur den einen, und zwar die künstliche Auslese bewusst verwenden; dieser Faktor aber scheint mir allmächtig zu sein, jedenfalls nicht weniger allmächtig als die natürliche Auslese.

Das oben Dargelegte kann in folgender Weise zusammengefasst werden:

1. Die Entstehung von Arten durch scharf ausgesprochene Variationen (Mutationen) sowie durch Anhäufung unbedeutender Variationen (Flexuationen) findet wahrscheinlich gleichzeitig im Tierreiche statt.

2. Es gibt drei Arten von Merkmalen, und zwar a) Merkmale, welche ausschließlich durch Mutationen entstehen können; b) Merkmale, welche durch Mutationen wie durch Flexuationen entstehen können und c) Merkmale, welche ausschließlich durch Flexuationen entstehen können.

3. Der Charakter der durch Mutation entstehenden Merkmale kann hauptsächlich durch das Studium von Anomalien und Missbildungen bestimmt werden.

4. Die Flexuationen, Mutationen, Anomalien und Misbildungen repräsentieren eine Reihe von Abweichungen, deren Amplitude allmählich anwächst, deren Häufigkeit des Auftretens aber im Gegenteil abnimmt.

5. Neue Merkmale können nicht allein infolge von Entwickelungshemmung, sondern auch durch Atavismus auftreten; die neu entstehende Art kann daher solche Merkmale niederer Organisation aufweisen, welche bei einer nächstverwandten Ausgangsart fehlen.

6. Einige Merkmale, wie der Metopismus, erscheinen zwar für die betreffende Art im speziellen progressiv, können aber ihrem Wesen nach auf eine Entwickelungshemmung zurückgeführt werden oder weisen sogar einen atavistischen Charakter auf.

7. Auf die Frage über die Abstammung des Menschen kann die Mutationstheorie nur soweit angewendet werden, soweit sie auf andere Tiere anwendbar ist, d. h. wir könnten durch diese Theorie

nur die Entstehung von Merkmalen eines bestimmten Charakters erklären; das vergleichend anatomische Studium der anthropomorphen Affen und der menschlichen Rassen spricht eher zugunsten allmählicher als zugunsten plötzlicher Veränderungen.

8. Die Weltgeschichte der Menschheit lässt sich auf einen Ersatz der natürlichen durch die künstliche Auslese zurückführen; während das Gebiet der Tätigkeit der ersteren allmählich immer mehr eingeschränkt wird, dehnt sich dasjenige der zweiten immer weiter aus.

9. Die natürliche Auslese hatte während der kriegerischen Periode in der Geschichte der Menschheit die Beseitigung der am meisten expansiven und grausamen Individuen, sowie das Überwiegen solcher Individuen zur Folge, welche durch Selbstbeherrschung und Mitgefühl ausgezeichnet waren.

10. Durch die Erscheinungen der natürlichen Auslese lässt sich die verringerte Neigung zur Trunksucht bei den Kulturrassen erklären, indem die dem Trunke am meisten ergebenen Familien aussterben. Durch die natürliche Auslese lässt sich ferner die größere körperliche Kräftigkeit der Landbevölkerung im Vergleiche mit den Städtern erklären, indem unter ungünstigen Lebensbedingungen vorzugsweise junge Individuen mit schwacher Konstitution zugrunde gehen, endlich aber auch noch viele andere Erscheinungen des sozialen Lebens.

11. Die künstliche Auslese, deren unbewusste Offenbarungen bereits bei den gesellig lebenden Tieren anzutreffen sind, wurde von dem Menschen anfänglich auf die ihn umgebende Tierwelt angewendet und führte zur Entstehung von Haustieren; nebenbei machte sie sich aber auch durch die Beseitigung schwacher und kränklicher Kinder, durch gewisse Formen der Sklavenhalterei und in der Beseitigung antisozialer verbrecherischer Elemente aus der Gesellschaft geltend.

12. Die Zunahme der Sensibilität und des Mitgefühls infolge der natürlichen Auslese (siehe Satz 9) und in Abhängigkeit von anderen, die Entwickelung des kulturellen Lebens begleitenden Faktoren verleiht der künstlichen Auslese andere Ziele und andere Formen.

Die Erhöhung des Mitgefühls und der Sensibilität hat das Bestreben zur Verminderung fremder Leiden zur Folge und dies führt zur Entwickelung der Philanthropie, zur Einmischung des Staates zugunsten der ärmsten Bevölkerungsklassen, zur Fürsorge um die aussterbenden unkultivierten Rassen seitens der mehr kultivierten Rassen, sowie zu anderen Erscheinungen ähnlicher Art.

13. Ein bewusstes Verhalten den Aufgaben der Auslese gegenüber kann die Idee von der geschlechtlichen Auslese bei Ehen, durch Beseitigung schwächlicher Individuen mit der Zeit zu der

Stufe einer moralischen Pflicht erheben; in diesem Faktor, wie auch in einigen anderen, wird der Menschheit ein Mittel gegen die Entartung und Verschlechterung der Rasse geboten, wie sie bisweilen durch humane Unterstützung der Schwächeren hervorgerufen wird.

14. Der Idee der künstlichen Auslese muss sich unausbleiblich auf die internationalen Beziehungen ausbreiten und die kriegerischen Tendenzen in diesem Gebiet müssen friedlichen Tendenzen Platz machen, wie dies in den internen Beziehungen im Bereiche der einzelnen ethnographischen und politischen Einheiten bereits so deutlich zutage getreten ist.

15. Das Endresultat der Tätigkeit der künstlichen Auslese wird das gleiche sein, zu welchem auch die natürliche Auslese geführt hätte, d. h. die Entstehung solcher Rassen, welche für das kulturelle Leben am meisten angepasst sind; allein dieses Resultat, bei der natürlichen Auslese durch zahllose Leiden und das Opfer vieler Leben erkauft, wird von der künstlichen Auslese mit einer geringeren Menge von Leiden und ohne Opfer an Leben erreicht werden.

16. Die natürliche Auslese ist der Ausdruck des Kampfprinzips, die künstliche Auslese — derjenige des Kooperationsprinzips. Das Prinzip der Kooperation findet im Tierreiche (Symbiose und einige andere Erscheinungen) nur eine äußerst beschränkte Anwendung. Es ist dies ein Bündnis zum Zwecke der Verteidigung oder des Angriffes. In der menschlichen Gesellschaft muss das Prinzip der Kooperation, sobald es einmal zur Anwendung gekommen ist, in der Zukunft unvermeidlich eine ungeheure Bedeutung erlangen und zu einem Bündnis der gesamten Menschheit im Kampfe gegen die Natur führen.

17. Die Erziehung und die Kultur üben nur auf diejenige Generation einen direkten Einfluss aus, welche diesen Faktoren unterworfen ist; es gibt aber auch einen indirekten Einfluss der Erziehung und der Kultur.

Die Nachkommen intelligenter Eltern sind, wenigstens anfangs, besser zu geistiger Arbeit befähigt, als die Nachkommen nicht intelligenter Eltern; eine der Ursachen dieser Erscheinung ist in dem Umstand zu suchen, dass die Nachkommen der ersteren während des fötalen Lebens und noch als Genitalzellen der Einwirkung des Toxins der Nervenermüdung unterworfen sind.

Diese Intoxikation hat die Fähigkeit ein Antitoxin hervorzubringen, zur Folge und es ist wohl möglich, dass die Bedingungen eines kulturellen Lebens auch noch die Bildung einer ganzen Reihe von anderen Toxinen und ebenso eine entsprechende schützende Intoxikation der Genitalzellen hervorrufen. So kann z. B. die Verfeinerung des Nervensystems und die Erhöhung der Sensibilität

bei Kulturrassen vielleicht nicht ausschließlich durch die natürliche Auslese, sondern auch noch durch die Entwickelung der in diesem Sinne auf das Nervensystem wirkenden Toxine bedingt sein.

Druckfehlerberichtigung.

S. 38 Z. 4 von oben: spezifischer nicht gesperrt.
„ 38 „ 12 „ „ Flexuationen statt Flexuation.
„ 38 „ 10 „ unten: Entstehung von Arten statt Entstehung der Arten.
„ 39 „ 10 „ oben: gegebenen statt geplanten.
„ 39 „ 17 „ „ allein seit statt allein als.
„ 39 „ 17 „ „ Vertretern statt Vortretern.
„ 39 „ 20 „ „ gewonnen werden können statt gewonnen wurden.
„ 39 „ 21 von unten: verbundene statt verbundener.
„ 39 „ 14 „ „ gehört folgende Anmerkung:

1) Ich führe hier ein Beispiel aus dem gleichen Gebiete — der Systematik der Pantopoden — an. Carpenter und ich hielten drei Arten der Gattung *Phoxichilus*, und zwar *Ph. spinosus* Montagu, *Ph. laevis* Grube und *Ph. vulgaris* Dohrn, für selbständige Arten. Lars dagegen hält dieselben für identisch. Ich verfüge gegenwärtig über Exemplare aus dem Nördlichen Eismeer, dem Kanal, dem Golf von Neapel und dem Schwarzen Meer, und komme auf Grund von Vergleichung derselben miteinander zu dem Schlusse, dass diese Arten nicht voneinander zu unterscheiden sind. Das auffallende Merkmal von *Ph. spinosus* — die Menge von Stacheln — ist bei den Exemplaren aus Roscoff schon weniger scharf ausgesprochen, noch schwächer bei denjenigen aus Neapel, während die Form des Schwarzen Meeres ganz wenig Stacheln besitzt. Auch die übrigen Merkmale sind nicht beständig.

S. 39 Z. 11 von unten: größeren statt großen.
„ 39 „ 7 „ „ Knipowitsch statt N. M. Knipowitsch.
„ 39 „ 4 „ „ *mixtum* statt *nixtum*, Kröyer statt Kröger.
„ 39 „ 3 „ „ *mixtum* statt *nixtum*.
„ 40 „ 9 „ oben: logischerweise zulässig statt logisch.
„ 40 „ 14 „ unten: subfossilem statt subfossilen.
„ 40 „ 5 „ „ Endformen nicht gesperrt.
„ 40 „ 2 „ „ drei Voraussetzungen statt die Voraussetzungen.
„ 41 „ 15 „ oben: Aufeinanderfolge nicht gesperrt.
„ 41 „ 16 „ „ hier eine statt für eine.
„ 42 „ 2 „ „ spricht eher für ein statt spricht für ein.
„ 42 „ 4 „ „ Eigenmann statt Eigennamen.
„ 42 „ 12 „ „ Cyclostomen statt Rundmäuler.
„ 42 „ 14 „ „ *Cymonomus* statt *Gymonomus*.
„ 42 „ 3 „ unten: selbe Frage in Abhängigkeit statt selbe Abhängigkeit.
„ 43 „ 5 „ oben: wohlausgebildeten statt wohlgebildeten.
„ 43 „ 15 „ „ anomaler statt anormaler.
„ 44 „ 8 „ „ Pharynxpaaren statt Pharynxhaaren.
„ 44 „ 11 „ „ Fissiparität statt Finiparität.
„ 44 „ 12 „ „ der erste Schritt zum Übergang statt der Übergang.
„ 44 „ 10, 8 u. 4 von unten: Hirudineen statt Blutegel.
„ 45 „ 10, 26 u. 34 von oben: *Kallima* statt *Kallina*.
„ 46 „ 12 von oben: die Vermutung aus, dass statt die Vermutung, dass.
„ 46 „ 16 „ „ Depigmentation statt Pigmentation.

Zur Frage über die Bedeutung der Färbung der Hinterflügel der Catocala-Arten.

Von N. J. Kusnezov,
Kustos am Zoologischen Museum der Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg.

Auf Seite 514—520 des XXIV. Bandes des Biologischen Centralblattes 1904 ist ein Artikel von Herrn Schaposchnikow erschienen, wo der Autor eine „neue Erklärung der roten Färbung im Hinterflügel bei *Catocala* Schr." zu geben bemüht ist. Dieser Artikel hat in gewissen Kreisen ein zweifelloses Interesse erweckt, da in kurzer Zeit eine wörtliche Übersetzung von Herrn Austen (Ann. and Mag. of Nat. Hist. (7), XVI, 94, 1905, p. 445—452), ferner ein Referat von Herrn Laloy (Le Naturaliste (2), XXVI, 1904, p. 265) und endlich eine eingehende Kritik von Herrn Dr. Chr. Schröder (Biol. Centralbl., XXV, 1905, p. 51—63) erschienen sind. Mir ist dieser Artikel leider nur zu spät zu Gesicht gekommen, aber auch jetzt, sogar nach der Publikation der Schröder'schen Kritik, halte ich es nicht für überflüssig, auf das Fehlen jeder Neuheit in den theoretischen Ergebnissen des Autors und auf die mangelhafte Begründung der letzteren hinzuweisen, sowie auch die Bedeutungslosigkeit oder unrichtige Beleuchtung der angeführten Tatsachen, die hier und da auf einer unvollständigen Kenntnis der Biologie und sogar des Bestandes dieser Gattung basieren, darzulegen, wobei ich die Erwägungen Schröder's, die den Sachverhalt genügend aufklären, nach Möglichkeit nicht wiederholen will, sondern nur seine Kritik zu ergänzen bestrebt sein werde.

In dem Titel der Arbeit schreibt der Autor, dass der von ihm gegebene Erklärungsversuch der roten Hinterflügelfärbung bei *Catocala* in der Literatur neu sei; aus der weiteren Darstellung ergibt es sich aber ganz klar, dass diese Erklärung auf das Prinzip der Kontrastfärbung zwischen Vorder- und Hinterflügeln zurückzuführen ist. Das Kontrastprinzip ist aber schon vor 15 Jahren vollkommen bestimmt ausgesprochen worden, ja sogar auch in betreff der *Catocala*-Arten.

Lord Walsingham hat nämlich in seiner „President's address" an die Londoner entomologische Gesellschaft im Jahre 1890 das Prinzip der Kontrastfärbung, als einer Erscheinung, die ablenkend auf den Verfolger des Insekts wirkt, klar und genau entwickelt und durch Beispiele erläutert. Ich will diese Stelle seiner Rede wörtlich anführen, da ich dieses in Anbetracht der, wie es leider scheint, geringen Verbreitung der Walsingham'schen Hypothese nicht für überflüssig halte. Auf Seite L—LII[1]) schreibt dieser Autor folgendes: „With regard to the uses of colour in insects for

1) Walsingham, Lord. The President's adress. Proc ent. Soc. London. 1890, p. XLVIII—LX; reprinted in: Psyche, VI, 180, p. 67.

protective, aggressive, or attractive purposes, so much has heen said and written that it seems difficult to add any new suggestion; but there is one point to which only a slight allusion is made in Mr. Poulton's book, and which I do not remember to have seen insisted upon elsewhere, — viz. the value of bright colours, temporarily displayed, as a means of increasing the degree of seeurity derived from protective tints. My attention was lately drawn to a passage in Herbert Spencer's „Essay on the Morals of Trade". He writes: — „As when tasting different foods or wines the palate is disabled by something strongly flavoured from appreciating the more delicate flavour of another thing afterwards taken, so with the other organs of sense, a temporary disability follows an excessive stimulation. This holds not only with the eyes in judging of colours, but also with the fingers in judging of textures." — Here, I think, we have en explanation of the principle on which protection is undoubtedly afforded to certain insects by the posession of bright colouring on such parts of their wings or bodies as can be instantly covered and concealed at will. It is an undoubted fact, and one which must have been observed by nearly all collectors of insects abroad, and perhaps also in our own country, that it is more easy to follow with the eye the rapid movements of a more conspicuous insect soberly and uniformly coloured than those of an insect capable of changing in an instant the appearance it presents. The eye, having once fixed itself upon an object of a certain form and colour, conveys to the mind a corresponding impression, and if that impression is suddenly found to he unreliable the instruction which the mind conveys to the eye becomes also unreliable, and the rapidity with which the impression and consequent instruction can be changed will not always compete successfully with the rapid transformation effected by the insect in its efforts to escape. I would take as a simple illustration the case of certain species of large grasshoppers (*Oedipoda miniatum*, Pallas, and *coerulescens*, L.), familiar to all who have traversed the stony slopes of a Swiss mountain. These insects have bright red or blue hind wings, which are displayed only in flight, and when at rest are folded up and completely concealed under the fore wings. The fore wings themselves are essentially protective in their coloration, absolutely ressembling the grey stones amongst which they rest. When the insect is disturbed, it takes a short and rapid flight, remaining on the wing just long enough to attract the eye to its conspicuous colour, and alights suddenly and abruptly, usually at an angle from its direct line of flight, and is immediately concealed by its protective ressemblance to the surroundings. The very sudden loss of the conspicuous guiding colour of the hind wings so completely deceives the eye that there is much more difficulty in marking the spot on

which the insect alights than there would be if such colour had never be displayed. In California I noticed a very similar instance in one of the *Arctiadae* (or *Catocalidae*), which had precisely similar habits. It frequented the dry stones in the bed of a river left by the shrinking of the water to its summer limits. It had orange hind wings with black bars or mottlings, which were very conspicuous during its short flights, but on alighting it became almost absolutely invisible: the fore wings being coloured exactly as the stones among which it dropped, and from which it was not easily disturbed. — In our own country we have conspicuous instances in the genera *Catocala*, *Triphaena*, *Heliodes*, and others. Who has not noticed the deceiptive effect of the bright yellow under wings displayed in the short flights of *Triphaena pronuba*, and the extreme difficulty of following its movements at the moment when these are no longer visible, as it darts down among the grass-roots, where it is often extremely difficult to detect or to dislodge? If this protective effect of the partial and intermittent display of brilliant colouring is so obvious in relation to the human eye, must it not be at least equally so in relation to the eyes of its more natural enemies, such as birds, and have we not here indicated a new and distinct line of investigation as regard the use and advantage of brilliant colours in many cases which cannot be accounted for by the theory that they are developed for the purpose of warning, or through their aestetic relation to courtship? Mr. Poulton has attempted to account for some of these appearances by the idea that birds in pursuit of insects would strike with their beaks at the most conspicuous part, and that the body or more vital part would be thus protected at the expense of a few chips out of the hind wings: but in some instances, especially in exotic *Arctiadae*, the body itself is the more conspicuous and ornamented part of the insect. For such cases this theory, however partially true it may be, would fail to account: moreover, it can scarcely be denied that the insect, if less conspicuous in its flight, would be less likely to attract the attention of the bird, and therefore less liable to attack."

Dieser Hypothese Lord Walsingham's schloss sich auch Hudson im Jahre 1892 vollkommen an; in der Einleitung zu seiner Arbeit „New Zealand Moths and Butterflies" schreibt er auf S. XV[1]: „Contrast colours. — In this class of colouring the fore wings only are protectively coloured, the hind wings being very conspicuous. Contrast-colouring is well exemplified by several of the insects included in the genus *Notodonta*. The sudden exhibition of

[1] Hudson, G. V. New Zealand Moths and Butterflies (Macrolepidoptera). London 1892. p. XV.

the hind wings during flight dazzles the eye of the pursuer. When the insect immediately afterwards closes its wings, and the fore wings alone are visible, it is extremely diffucult to see. This form of protective colouring was also first drawn attention to by Lord Walsingham."

Nach diesen Hinweisen auf die Literatur der Hypothese der Kontrastfärbung fällt folglich die irrtümliche Behauptung Schaposchnikow's, dass vor dem Erscheinen seiner Arbeit alle Versuche die Bedeutung der grellen Flügelfärbung bei den *Catocala*-Arten zu erklären, nur durch zwei Anschauungen vertreten seien, nach welchen die Färbung entweder als eine den Feind abschreckende, oder als eine die Aufmerksamkeit des Verfolgers auf einen für das Leben des Insekts unwesentlichen Teil des Körpers anlockende angesehen wird.

Der Autor bestreitet ferner die Anwendbarkeit dieser beiden Erklärungsweisen im gegebenen Falle und sucht seine Meinung durch verschiedene Erwägungen zu stützen. Obgleich ich mich in dieser Beziehung der Ansicht des Autors vollkommen anschließe und beide erwähnte Theorien für vollkommen unbrauchbar halte, die Färbung, wenigstens hinsichtlich der *Catocala,* zu erklären, finde ich jedoch, dass die Beweisführung des Autors in vielen Fällen unrichtig ist und auf fehlerhaften Verallgemeinerungen basiert.

So z B. sagt der Autor, dass der Versuch, die rote Färbung der *Catocala*-Formen als eine dem Feinde drohende darzustellen, vor allem in der Beobachtung auf ein Hindernis stößt, dass diese Falter schon ihre Ruheplätze verlassen, wenn der Feind noch in weiter Entfernung ist. Unter der Bezeichnung „Feind" versteht der Autor wohl nur den Menschen, da es schwerlich jemandem gelungen ist, die Jagd anderer Feinde auf diese Schmetterlinge zu beobachten. Abgesehen nun von der Einseitigkeit der Behauptung des Autors hinsichtlich der Feinde der *Catocala,* entspricht seine Beobachtung bei weitem nicht der Wirklichkeit; sitzende *Catocala* lassen bei einiger Vorsicht den Beobachter ruhig herankommen (meine Beobachtungen über *C. dilecta* Hübn., *nupta* Linn., *elocata* Esp.; einige Arten sind sogar in keinem Falle scheu zu nennen, z. B. *C. pacta* Linn. und *concumbens* Walk.). Auf diese Eigenschaft, verhältnismäßig ruhig zu sitzen, weist auch ferner der Umstand hin, dass mehrere europäische und amerikanische entomologische Praktiker die an Stämmen sitzenden *Catocala*-Arten nicht mit dem Netze, sondern mit dem Glase zu fangen raten. Wie sich aber diese Schmetterlinge bei Annäherung ihrer natürlichen Feinde, der Vögel, Eidechsen etc. verhalten, darüber fehlt uns leider jeglicher Hinweis[1]).

1) Wie trügerisch aber überhaupt solche Schlüsse auf Grund von zufälligen Exkursionsbeobachtungen sind, zeigt, z. B. der Hinweis Caradja's auf die Veränder-

Eine Zeile weiter sagt der Autor, dass diese Erklärungsweise außerdem dem Umstand widerspricht, dass die grelle Färbung der *Catocala* nur während des schnellen Fluges sichtbar wird; auf diese Behauptung kann ich zu mindestens erwidern, dass aufgescheuchte *C. promissa* Esp., *dilecta* Hübn., *sponsa* Linn. etc. meist auf einen anderen Baum herüberfliegen und dort fast immer noch ein Zeitlang sitzend oder am Stamme hin- und herlaufend die Hinterflügel ausgebreitet halten, wobei die rote Farbe äußerst scharf hervorsticht, — sich jedoch in keinem Falle sofort ruhig niederlassen und mit der Umgebung verfließen.

Weiter weist der Autor auf die Haltlosigkeit der Hypothese hin, nach welcher die grelle Farbe die Aufmerksamkeit des Verfolgers auf einen weniger wichtigen Körperteil ablenken soll; hiergegen ließe sich nichts erwidern; man könnte allenfalls nur einige kleine Fehler notieren: so z. B. sagt der Autor auf S. 516, dass die bei der Autotomie abgeworfenen Körperteile überhaupt immer regeneriert werden, was natürlich ein Irrtum ist.

Indem der Autor hiernach auf die Formulierung seiner Hypothese der Kontrastfärbung der Vorder- und Hinterflügel übergeht, entwirft er ein Bild des *Catocala*-Fluges und der Umgebung des Schmetterlings, wobei aber die gänze Beschreibung einen ausgesprochen anthropomorphen Charakter trägt und von rein menschlich-subjektiven Erwägungen spricht (z. B. die Beschreibung der „Seitensprünge" des Schmetterlings und der „besonderen Anstrengung des Sehapparates" des Feindes (eines Vogels), der einen grellen Gegenstand, das fliegende Ordensband, fixiert; u. s. w.); allerlei solche Bilder, Erwägungen und Schlussfolgerungen über die Zweckmäßigkeit der Bewegung des Schmetterlings tauchen doch nur in der Seele der sammelnden Entomologen auf, der aber seine eigenen Augen und seine eigene Geschicklichkeit u. s. w. besitzt, weshalb die Übertragung der Begriffe unserer menschlichen Psyche auf die uns vollständig unbekannte Psyche der Tiere keineswegs statthaft ist (das Ordensband fliegt gewandt, aber vielleicht nur im Vergleich mit der menschlichen Ungeschicklichkeit; der Flug ist schwer zu

---

lichkeit der Eigenschaften von *C. dilecta* Hübn. in Abhängigkeit von Witterungsverhältnissen (Caradja, A. Beitrag zur Kenntnis der Großschmetterlinge des „Département de la Haute Garonne." Deutsch. Entomol. Zeitschr. Iris IV, 1893, p. 225). Dieser Autor schreibt: *C. dilecta* „sitzt am Tage hoch oben am Stamme der Eichen. Wenn aber einmal das Thermometer 32—36° C. anzeigt, schwüle Hitze herrscht und das Barometer dabei tief steht, so lässt sich das Tier herab und ruht nur ganz unten am Stamme. Der sonst scheue Schmetterling lässt sich dann leicht fangen, ja sogar unmittelbar spießen, und scheint durch die drückende Hitze ebenso erschlafft zu sein, wie der Entomologe, der ihn aufsucht." — Zu dieser Beobachtung Caradja's fügt der Redakteur (Staudinger) hinzu, dass er im August 1854 auf der Insel Sardinien ein vollkommen analoges Verhalten, bei *C. dilecta* in Abhängigkeit von Temperatur und Witterung beobachtet habe.

verfolgen, aber diese Schwierigkeit existiert vielleicht nur für den beobachtenden Entomologen mit dem Sehvermögen eines Stadtbewohners, u. s. w.).

Außer diesen weitgehenden und jedenfalls unzulässigen anthropomorphen Erklärungen finden sich aber an dieser Stelle der Arbeit noch wirkliche Fehler: erstens ist hier (Seite 517) die Schreckhaftigkeit, der *Catocala* übertrieben, und zweitens ist die Schnelligkeit, mit der der Schmetterling nach der Flucht seine Hinterflügel verdeckt (aus dem Gesichtskreise „verschwindet") gleichfalls übertrieben, wie das schon oben erwähnt ist. Zu dieser Art von Fehlern gehört auch der Satz des Autors (Seite 518), dass „je größer der Schmetterling ist, desto weniger Nutzen er von seiner mimetischen Färbung zu ziehen vermöge"; die Fehlerhaftigkeit seiner Ansicht ist in diesem Falle für jeden Entomologen augenscheinlich: man braucht sich nur der vollendeten Schutzfärbung der großen *Callima*, mehreren *Sphingiden*, endlich der kolossalen *Thysania* und vieler anderen zu erinnern. Infolgedessen ist auch der Rückschluss aus diesem Satze falsch, dass „die größten *Catocala*-Arten auch die grellste Färbung zeigen" und dass „diese rote Färbung wiederum besonders an den robustesten Vertretern ihrer Gattung zur Beobachtung kommen muss", während in Wirklichkeit das Entgegengesetzte zutage tritt: einerseits sind gerade die größten Vertreter der *Catocala*-Gruppe (*C. fraxini* Linn., *vidua* Sm. et Abb., *riduata* Guen., *lacrymosa* Guen., *nivea* Butl.[1]), *agrippina* Streck., *relicta* Walk,) bei vollkommenen Fehlen der roten Farbe in einförmige schwarze und graue Töne gekleidet (eine Ausnahme bildet *C. marmorata* Edw.), und, anderseits, stehen, was Flügellänge und Dimensionen des Thorax anbelangt, die roten Vertreter der Gattung den eben angeführten beträchtlich nach; im Gegensatz dazu existieren nun nicht wenig kleine *Catocala*-Formen, deren Flügel ein grelles Rot schmückt (siehe unten).

Endlich dürften die weiteren Erwägungen des Autors, dass „ferner die schwarz und weiß gebänderte Unterseite der Vorder- und Hinterflügel unseres Schmetterlings, welche die leichte Wahrnehmbarkeit desselben sowohl in hellen als in dunklen Zwischen-

1) In betreff der großen *C. nivea* Butl. ist unter anderem die folgende Beobachtung Leech's von Interesse (Leech, J. H. On the Lepidoptera from Japan and Corea. Part. III. Heterocera, Sect. II. Noctues and Deltoides. Proc. Zool. Soc. London, 1889, p. 548): „this insect is a conspicuous object as it rests on trunks of *Cryptomeria*, whereas its colour and ornamentation would render it almost unnoticed, if it rested on the young oaks which are common in the localities where it occurs." Diese Beobachtung scheint darauf hinzuweisen, dass *C. nivea* nicht immer von ihrer Schutzfärbung Nutzen zu ziehen vermag. Eine ähnliche Beobachtung habe ich wiederholt an *C. elocata* Esp. in der Krim gemacht, wo dieser Schmetterling häufig am Tage an weißen Wänden oder hellen Kalkfelsen sitzend getroffen werden kann, wobei er sich scharf von dem lichten Grunde abhebt.

räumen des Waldes bewirken, als Kontrastfarben der hellen und dunklen Waldstreifen erscheinen", als vollständig unbegründet bezeichnet werden. Warum meint der Autor, dass die Färbung der Unterseite der *Catocala*-Flügel mit dem Fond des Waldes an einem Sommertage kontrastiert? Gerade umgekehrt, wenn man schon in jedem Fall den Begriff von irgend einer Zweckmäßigkeit hier einführen will, so dürfte man schon eher zugeben, dass das Flimmern der hervorstechenden Streifen eines fliegenden Ordensbandes in der Perspektive eines Laubwaldes an einem Sommertage unbedingt in dem Spiel von Licht und Schatten verfließen muss. Der Hinweis endlich auf eine „Ergänzung" der roten Farbe der *Catocala*-Hinterflügels zu dem Grün des Waldfonds ist sogar theoretisch gänzlich unzulässig.

Die nun folgende Erörterung über den Zusammenhang zwischen dem biologischen Lebensort der roten *Catocala*-Arten und ihrer geographischen Verbreitung erscheint äußerst gezwungen. Der Autor behauptet z. B., dass „das Vorherrschen roter Arten in der nördlichen Hälfte Europas, wo sich unter sämtlichen *Catocala*-Arten nur zwei nicht rote finden, besonders charakteristisch ist"; allein eine einfache Übersicht des Katalogs von Staudinger und Rebel 1901 zeigt uns, dass von den 20 paläarktischen *Catocala*-Arten mit deutlicher roter Färbung der Hinterflügel, mehr als 15 auf die südlichen Länder fallen, 7 auf Mittel- und nur 5 auf Nord-Europa kommen; auf Nord-Amerika verteilen sich die *Catocala*-Arten (Dyar's Katalog 1902) hinsichtlich der Größe und Farbe der Hinterflügel gleichfalls ohne jegliche Abhängigkeit von der Breite des Ortes oder dem Typus der Wälder (eher hinge die Verbreitung dann schon von der geographischen Länge ab, da z. B. die schwarzen Formen in den westlichen Staaten fehlen).

Die Charakteristik der Wälder, die im nördlichen Europa weniger dicht sein und eine größere Perspektive haben sollen, als im Süden, was nach der Meinung des Autors den Ordensbändern gestattet, sowohl von ihrer Geschicklichkeit als auch von ihrer Färbung Nutzen zu ziehen — ist absolut willkürlich und bei weitem nicht zutreffend. Die Erörterungen über die Feinde der Ordensbänder (Seite 519) sind bloße Voraussetzung und entbehren einer faktischen Stütze. Die einzige dem Tatbestand entsprechende Bemerkung ist der allbekannte Hinweis auf die Fledermäuse, als die Hauptvertilger unserer Schmetterlinge; auf die übrigen Mängel der Beweisführung in diesem Abschnitt der Arbeit weist schon Schröder (l. c.) hin.

Auf Grund solcher willkürlicher Voraussetzungen hält es der Autor für möglich sogar zu verstehen, warum die roten *Catocala*-Arten in den paläarktischen und nearktischen Gebieten verbreitet sind und z. B. in den tropischen Ländern „von älterem Charakter"

fehlen. Dieser Erklärungsversuch wird aber durch keinerlei Angaben mehr bekräftigt und dokumentiert.

Indem der Autor in den Schlusszeilen die Sprache auf die relative Größe der roten und gelben Arten bringt, verfällt er in den Irrtum, dass die gelben Arten bei weitem nicht die Größe der roten erreichen; man braucht sich aber nur der großen *C. subnata* Grote, *piatrix* Grote, *palaeogama* Guen., *neogama* Sm. et Abb., *cerogama* Guen., *nebulosa* Edw. u. a. zu erinnern, um sich von der Fehlerhaftigkeit auch dieser Behauptung zu überzeugen; umgekehrt sind nun viele von den roten Arten, z. B. *C. lupina* Herr.-Schäff., *desiderata* Staud., *optima* Staud., *repudiata* Staud., *verrilliana* Grote u. a. nicht größer als die meisten gelben Ordensbänder.

Zu guter Letzt führt der Autor als die für die aufgestellten Behauptungen charakteristische Art *C. elocata* Esp. an, irrt sich aber hierbei in zwei Richtungen: vor allem schmückt die Hinterflügel dieses Schmetterlings nicht das typische reine Rot, wie bei *C. sponsa* Linn., *dilecta* Hübn., *promissa* Esp. u. a., sondern die Farbe erinnert an ein sattes Lachsfarben; zweitens aber ist die Lebensweise dieses Schmettenlings keineswegs eine solche, wie sie Herr Schaposchnikow überhaupt in seiner Arbeit schildert, da man *C. elocata* gerade als den charakteristischen Vertreter des Südens und vor allem des südöstlichen Europas und Vorderasiens bezeichnen kann, also für Gebiete, deren Wälder keineswegs einen mitteleuropäischen Typus haben.

Somit finden sich in der Arbeit des Herrn Schaposchnikow keinerlei neue Tatsachen oder Beobachtungen, während das Allbekannte nur zu sehr verallgemeinert und tendenziös übertrieben ist. Das neue Erklärungsprinzip eines Kontrastes des Eindrucks als Folge des Farbenkontrastes ist gleichfalls nicht neu. Die Tatsache aber, dass die Ordensbänder, bei verhältnissmäßig einförmiger Lebensweise, auf den Hinterflügeln Pigmente von gänzlich verschiedenem Charakter tragen, bleibt uns nach wie vor ein Rätsel. Die Methode, mit Hilfe deren Herr Schaposchnikow diese komplizierten und tiefen Fragen der Biologie zu lösen gedenkt, ist doch etwas zu einfach und subjektiv; die primitiven Beobachtungen eines Exkursanten sind dazu nicht genügend, und die Hinweise auf die Psychologie der Vögel und Schmetterlinge jedenfalls unzulässig. Auch der alleraufrichtigste Wunsch, mit so einfachen Beobachtungsmitteln so verwickelte Fragen in der Stille des Arbeitszimmers durch Spekulationen zu entscheiden, führt leider nur zu oft zur Fabrikation von Tatsachen.

Wenn nun in der Tat auf diese „vorläufige Mitteilung" eine eingehendere Arbeit über diese Frage folgen soll, müsste der Autor wohl seine Anschauungen von Grund auf umarbeiten und sich zunächst

mit der Literatur der Frage und dem eigentlichen Objekt, dem Genus *Catocala,* dessen Studium er augenscheinlich noch nicht recht begonnen hat, näher bekannt machen.

Die Leistungen des Zentralnervensystems bei den Schnecken.

Von Hermann Jordan,
Privatdozent für Zoologie an der Universität Zürich.

Zwei Gründe veranlassen mich dazu, eine kurze, aber möglichst zusammenhängende Übersicht über die Ergebnisse meiner Untersuchungen an Schnecken[1]) zu geben: Einmal musste ich wünschen, denjenigen Lesern, die sich nicht eingehend mit der Frage beschäftigen wollen, alles dasjenige, was allgemeineres Interesse nicht zu entbehren schien, von dem Ballast des Beweises entkleidet, anzubieten. Ferner aber wurden die in Frage kommenden Publikationen in rein „physiologischen" Zeitschriften veröffentlicht. Da nun aber die Zoologen, in deren Gebiet nach meiner Überzeugung diese Untersuchungen fallen, bislang in unerklärlicher Weise den physiologischen Teil ihres Faches ignorieren, entsprechende Zeitschriften aber unberücksichtigt lassen, so war es mein Wunsch, diese Zusammenfassung in einem allgemein biologischen Publikationsorgane der Öffentlichkeit zu übergeben. Auf Grund des Gesagten wird man in den folgenden Zeilen an beweisenden Zahlen und Argumenten nur eben das hochnotwendigste erwarten und nicht vergessen, dass Beweise für die Behauptungen, Berücksichtigung anderer Ansichten, soweit Hypothesen in Betracht kommen, in den zitierten Publikationen (besonders den beiden letzten) zu finden sind. —

Die Fähigkeit, Reize von außen zu empfangen, die durch sie bedingten Veränderungen nach bestimmten Stellen des Organismus hinzuleiten, an denen hierdurch wiederum Formveränderungen verursacht werden, diese Fähigkeit scheint bei den Protozoen „Grundfunktion des Protoplasma" zu sein. Gleich allen diesen „Grundfunktionen" verteilt sich auch diese im Laufe der phylogenetischen Entwickelung auf verschiedene Elemente (Arbeitsteilung) und es tritt — eine bekannte Übergangsform übergehen wir — schon sehr früh folgendes Organsystem als Träger der in Frage stehenden Funktion auf: Rezeptoren („Sinneszellen") sind darauf eingerichtet, durch Intensitätsdifferenzen der

1) H. Jordan, 1901. Die Physiologie der Lokomotion bei ***Aplysia limacina.*** Zeitschr. Biol. Bd. 41, p. 196—238. — 1905. Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems bei Pulmonaten. Pflüger's Archiv, I. Bd. 106, p. 189—228, II. Bd. 110, p. 533—597.

auf sie wirkenden äußeren Energien derartig verändert zu werden, dass sie eine uns unbekannte Energieform in das leitende System hinein zu entsenden befähigt werden.

Dieses leitende System besteht aus sogenannten Nervennetzen, die ihrerseits aus Nervenfasern mit eingestreuten Nervenzellen zusammengesetzt sind. Diese Gebilde vermögen die, ihnen von den Rezeptoren zukommende Energie nach allen Seiten hin (also nicht auf bestimmter Bahn) zu leiten, dergestalt aber, dass die Leitung langsam und mit beträchtlichem Verlust an der betreffenden Energie selbst, vor sich geht: Je größer die Entfernung vom Rezeptor, desto geringer wird die Wirkung des Reizes sein.

Die Effektoren sind, neben Drüsenzellen, glatte Muskeln.

Die Leistungen dieses elementaren Systems hat vornehmlich Bethe[1]) eingehend bei den Medusen untersucht, bei Tieren also, deren animale Organisation sich im wesentlichen auf jenes Nervenmuskelsystem beschränkt. Wir wollen der Kürze halber ein solches System: „System I. Ordnung" nennen.

Diese Leistungen nun haben sich alle auf mehr oder weniger komplizierte Leitungsvorgänge in den Nervennetzen zurückführen lassen: 1. Die Medusen sind einfacher Reflexe fähig; berührt man nämlich den Schirmrand solch einen Tieres, so schlägt sein Manubrium dem Reizorte zu. Diese scheinbar so „zielstrebig" zweckmäßige Reaktion erklärt sich ungezwungen aus den oben bereits angeführten Eigenschaften der Nervennetze. Denn diejenigen Teile der Manubriummuskulatur werden ja von dem Reize am stärksten getroffen, die der Reizstelle zugekehrt sind, zu denen also relativ die kürzeste Leitungsstrecke führt. Diese Annahme hat sich experimentell beweisen lassen.

Die gleiche Erscheinung der Erregungsübertragung tritt uns noch in zwei Modifikationen entgegen:

2. Die schwache, aber dauernd von den Hauptsinnesorganen (Randkörpern) ausgehende Erregung vermag keine einheitliche Kontraktion der Muskeln zu bedingen, sondern ruft auf Grund einer Reihe von Eigenschaften, vornehmlich der Nervennetze, jene rhythmischen Kontraktionen hervor, durch welche die Medusen sich im Wasser fortbewegen.

3. Die durch Erregung einmal verursachte Kontraktion weicht zwar, nach Erlöschen jener Ursache, neuerlicher Erschlaffung; doch ist diese letztere — besonders bei bestimmten Muskelarten — keine absolute. Ein gewisser Verkürzungsgrad wird dauernd beibehalten, ein Zustand, den Joh. Müller bekanntlich Tonus genannt hat.

Mit dieser dreifachen Folge einfacher Erregungsleitung in den

---

1) Albrecht Bethe. Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig, Georg Thieme, 1903.

Nervennetzen erscheint uns also ein solches System I. Ordnung als ein Individuum mit durchaus abgerundeten Eigenschaften, mit denen es sich den äußeren Bedingungen seines Daseins anzupassen vermag.

Im Laufe der phylogenetischen Entwickelung entstehen aus diesem System I. Ordnung, Systeme höherer Ordnung dadurch, dass jenes mit sogen. Zentralganglien in Verbindung tritt. Dieses Stadium wird repräsentiert durch einige niedere Würmer, Ascidien u. a. m., es findet aber diese Einrichtung ihre höchste Ausbildung bei den Mollusken.

Im großen und ganzen stellt der Hautmuskelschlauch unserer Schnecken (der Objekte dieser Untersuchungen also) nichts anderes dar, als ein System I. Ordnung, und seine Eigenschaften sind durchaus denjenigen der Medusen analog: d. h. sie besitzen die Fähigkeit, elementare Reflexe, lokomotorische Rhythmen und Tonus hervorzubringen.

Zu diesem Hautmuskelschlauche kommt dann — wie angedeutet ein „Zentralnervensystem". Dies besteht bekanntlich — soweit es für die eigentlich lokomotorische Muskeltätigkeit in Betracht kommt — aus paarigem „Pedal-" oder Unterschlundganglion, und aus dem Cerebralganglion; auch letzteres ist ursprünglich paarig angelegt. Eigentlich ist es falsch, die Kommunikation dieser Ganglien mit dem Hautmuskelschlauche „Nerven" zu nennen, handelt es sich doch in Wirklichkeit um intrazentrale Bahnen, denn das Nervennetz können wir nicht zum peripheren Nervensystem (im Sinne der Wirbeltierphysiologie) rechnen.

Gegenstand meiner Untersuchungen sind die nervösen Vorgänge bei der Lokomotion der Schnecke. Hingegen handelt es sich (vorläufig wenigstens) weniger um eine Analyse der Vorgänge innerhalb des Systems I. Ordnung, als vielmehr um folgende Frage:

Wenn das System I. Ordnung, wie wir sahen, aller elementaren Funktionen fähig ist, wozu bedarf es dann noch eines „Zentralnervensystems"?[1]) Wir wollen dazu übergehen, diese Frage an den einzelnen Erscheinungen, die das Tier uns bietet, zu beantworten.

I. Der Tonus.

Der Tonus also ist ein dauernd beibehaltener relativer Verkürzungsgrad gewisser Muskeln, bei den Schnecken aber des gesamten Hautmuskelschlauches. Der hierdurch auf den Inhalt dieses Schlauches (Organe, Blut) ausgeübte Druck bewirkt es, dass die Schnecken, ohne ein eigentliches Skelett zu besitzen, jene bekannte halbfeste Konsistenz aufweisen: Denn der Druck pflanzt sich nach allen Seiten gleichmäßig, also auch auf die Muskeln selbst, fort.

1) Richtiger wäre zu sagen: eines zentralisierten Nervensystems, ein Ausdruck, durch den die Ganglien rein morphologisch von den Netzen geschieden werden.

Dergestalt belasten sich diese Muskeln bei zunehmender Verkürzung immer mehr, und entlasten sich bei eintretender Erschlaffung. Der Tonus drückt sich also in der maximalen Belastung aus, die der Muskel bei bestimmter Länge zu tragen vermag, dergestalt, dass beide Größen sich mit dem Tonus, und zwar in entgegengesetzter Richtung ändern.

Im folgenden mögen die experimentell gefundenen Tatsachen, soweit sie auf die Tonusregulierung von seiten der Ganglien Bezug haben, in aller Kürze mitgeteilt werden.

Die Pedalganglien haben auf den Tonus einen ganz entscheidenden Einfluss. Entfernt man sie beim lebenden Tiere, so zeigt dieses dauernd (ev. Monatelang) einen erhöhten Tonus; d. h. aber, das Tier stellt eine fest zusammengeballte runzlige, dabei unförmige Masse dar (Aplysia).

Um diese Erscheinung analysieren zu können, wurde der zu untersuchende Schneckenmuskel mit einer Hebelgewichtswage (Briefwage) in Verbindung gebracht, also nach dem Prinzip des gegen eine Feder arbeitenden Muskels verfahren. Auf diese Weise konnten die im Innern des Tieres herrschenden Verhältnisse nachgeahmt werden; das heißt es tritt bei Kontraktion Mehrbelastung, bei Erschlaffung aber Entlastung ein. Zugleich ist es möglich, Werte unmittelbar von der Wage abzulesen, die den Veränderungen des Muskelzustandes proportional sind. Absolute Werte für den Tonus gewinnen wir mit dieser Vorrichtung nicht. Denn jede nach gleichem Prinzip, aber mit anderen Dimensionen verfertigte Wage, bei der also das Verhältnis zwischen Muskelverkürzung und Lastveränderung ein anderes sein würde, lieferte andere Werte. Aber absolute Werte sind bei diesen „Tonusmuskeln“ an sich schon deswegen niemals zu erhalten, weil bei ihnen ein absoluter Nullpunkt (vollständige Erschlaffung) nicht zu erzielen ist, sie weisen stets einen mehr oder weniger zufälligen Verkürzungsgrad auf. Von diesem also hängt das (maßgebende) Verhältnis zwischen Wage und Muskel ab, wozu noch kommt, dass wir dem Muskel, die inneren Verhältnisse nachahmend, eine wiederum nicht gegebene, sondern willkürliche Ausgangsbelastung geben müssen. Was wir erhalten, sind Vergleichswerte, dann nämlich, wenn die zu untersuchenden Muskeln in gleichem Verhältnisse zu je einer Wage stehen, beide Wagen müssen einander genau gleich sein: so also tragen beide Muskeln bei gleicher Länge [1]) gleiche Last. Die Stellung

1) Dem hieraus sich ergebenden Postulate absolut gleicher Länge der Muskeln kann man, streng genommen, nur genügen, wenn man die Versuche am gleichen Muskel anstellt, ohne seine Lage zur Wage zu ändern. Wo das nicht möglich ist, wählt man „gleich große“ Tiere, montiert sie im gleichen Erregungszustande, und eliminiert die Fehler durch häufige Wiederholung. Auf diese Weise haben sich durchaus konstante Verhältnisse (nicht Werte) ergeben.

des Muskels zur Wage (also den Grad der Belastung) ändert man durch eine Kurbel, die durch einen Faden nebst Haken mit dem, der Wage entgegengesetzten Ende des Tieres in Verbindung steht.

Um mit dieser Vorrichtung den Tonus oder dessen Regulierung zu untersuchen, können wir auf zweierlei Weise verfahren:

1. Wir belasten den Muskel derartig, dass er (bei einer bestimmten Länge) das Gewicht eben zu tragen vermag. Wir lassen gewisse Agentien auf den Muskel wirken und lesen die Gewichtsveränderungen ab, die den Schwankungen des Tonus proportional sind. Oder aber 2. wir überlasten den Muskel: dieser wird sich durch Tonusverlust anzupassen suchen und sich dadurch entlasten. In welchem Grade er dies tut, sei vorab der Gegenstand unserer Untersuchung (an *Helix* ausgeführt):

Bei dieser letzteren Versuchsanordnung lässt sich der oben dargetane Einfluss der Pedalganglien unmittelbar zeigen. Denn der Muskel, der mit seinem Pedalganglion nicht mehr in Verbindung steht, leistet geringerer Überlastung (5—7,5 g) wesentlich mehr Widerstand als der „normale", auch vermag er (der ganglienlose Muskel) zuletzt, nach stattgefundener Anpassung, ein höheres Gewicht zu tragen, als der normale. (Beispiel: der Ganglienlose trägt 3 g als Minimum, während sich der Normale auf 0,8 g „konstant" einstellt.) Ganz anders greifen die Pedalganglien ein, wenn wir eine hohe Ausgangsbelastung wählen („Hochbelastung" z. B. 25 g): Wir haben an unseren beiden Wagen je ein „normales" und ein ganglienloses Tier mit je 25 g belastet. Sofort zeigt uns der Fall des Zeigers an, dass die Muskeln sich dem Gewichte anzupassen suchen; vorab bewirkt das Ganglion auch hier schnelleren Fall, jedoch nur bis zu einer gewissen, je nach Individuum verschiedenen Grenze (die z. B. etwa bei 6 g liegt, oft aber schon viel höher). Während der, dem Ganglienlosen entsprechende Zeiger in gleichmäßigem langsamen Tempo fällt, reduziert (bei jener Grenze) der andere plötzlich seine Bewegung auf ein Minimum, so dass er von dem ersteren überholt wird. Ja, zuletzt trägt (im Gegensatze zum ersten Versuche) der „normale" Muskel das höhere Gewicht (e. g. der ganglienlose Muskel 3,5 g, der „normale" 5 g und mehr. Der Tonusgrad = 0 wird übrigens nachweislich auf diese Weise nicht erreicht). Hieraus ergibt sich, dass Exstirpation der Pedalganglien nach geringer Belastung Anstieg, nach hoher Belastung Fall des Tonus bedingt. Zwischen beiden Extremen liegt eine Zone, in der der gleiche Eingriff für den tonischen Zustand der Muskulatur bedeutungslos ist, dergestalt, dass Peripherie und Zentrum in „tonischem Gleichgewicht" zu verkehren scheinen. Die Begründung dieser letzten Behauptung mag später folgen. (Schluss folgt.)

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark. Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVI. Bd. **1. März 1906.** **№ 5.**

Inhalt: Loew, Bemerkungen zu W. Burck's Abhandlung über die Mutation als Ursache der Kleistogamie. — Jordan, Die Leistungen des Zentralnervensystems bei den Schnecken (Schluss). — Chwolson, Lehrbuch der Physik. — Boruttau, Die Elektrizität in der Medizin und Biologie. Czapek, Biochemie der Pflanzen.

Bemerkungen zu W. Burck's Abhandlung über die Mutation als Ursache der Kleistogamie.

Von E. Loew.

Eine unter obigem Titel jüngst veröffentlichte[1]) Abhandlung von W. Burck veranlasst mich zu den nachfolgenden kritischen Ausführungen über das Thema. Jene Arbeit fördert neben einer Anzahl wertvoller Neubeobachtungen auch eine so eigenartige Auffassung über Wesen und Entstehen der kleistogamen Pflanzen zutage, dass für jeden, der sich mit blütenökologischen Fragen beschäftigt, eine Stellungnahme zu den von Burck entwickelten Gesichtspunkten unabweisbar ist. Dazu kommt für mich noch der persönliche Grund, dass der hochgeschätzte Autor der genannten Schrift eine von mir gelegentlich gegebene Begriffsbestimmung der Pseudokleistogamie als unrichtig[2]) hinstellt, ohne dabei einige meiner früheren Veröffentlichungen über kleistogame Blüteneinrichtungen[3]) in Betracht zu ziehen. Da diese Beobachtungen mir aber für die Erörterung der hierher gehörigen prinzipiellen Fragen einiges Ge-

1) In: Recueil des Travaux Botan. Néerlandais. Vol. 1, 2 (1905), p. 1—128.

2) A. a. O. p. 27.

3) Die Kleistogamie und das blütenbiologische Verhalten von *Stellaria pallida* Piré. Abh. Bot. Verein Prov. Brandenburg XLI (1899), S. 169—183. — Die Bestäubungseinrichtung von *Vicia lathyroides* L. Flora 1899, S. 397—403.

wicht zu haben scheinen, kann ich nicht umhin, zur Rechtfertigung meines Standpunktes die obengenannte Schrift Burck's an vorliegender Stelle mit einigen Randbemerkungen zu begleiten und zugleich eine zusammenhängende Erörterung der Hauptfragen anzuschließen.

Zur Orientierung des Lesers schicke ich zunächst eine zusammengedrängte Inhaltsangabe der Burck'schen Abhandlung voraus. Nachher erst will ich die darin vorgetragenen Anschauungen vom entgegengesetzten Standpunkt aus kritisch beleuchten und dadurch zu weiterer Klärung der noch strittigen Fragen auch meinerseits beizutragen suchen.

I.

Anknüpfend an die grundlegende Arbeit von K. Goebel[1]) vom Jahre 1904 über die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien beabsichtigt W. Burck „auf den von Goebel mitgeteilten Daten weiterbauend" eine „andere und bessere Lösung für die Fragen nach der Entstehung und dem Wesen der kleistogamen Pflanzen" (a. a. O. S. 9) zu gewinnen. Das Schwergewicht der von Goebel ausgeführten Beobachtungen und Kulturversuche lag in dem außerordentlich klar und überzeugend hervortretenden Ergebnis, dass die kleistogamen Blüten durch Ernährungsstörungen herbeigeführte Hemmungsbildungen sind, in denen die Befruchtung ebenso wie sonst in normalen Blüten, jedoch frühzeitiger, eintritt und wohl Reduktionen, aber nicht eigentliche Neuanpassungen an Selbstbestäubung vorkommen. Sehr große Bedeutung hat nach Goebel das entwickelungsgeschichtliche Vorausgehen der kleistogamen vor der chasmogamen Blütenform; er fand letztere auch in dem Falle später als erstere angelegt, wenn sie — z. B. bei *Viola* — aus den schon im Vorjahr gebildeten Knospen erst im nachfolgenden Frühling zu voller Entfaltung kommen. Die chasmogamen Blüten stellen nach Goebel ferner große Ansprüche an die Ernährung und setzen reichliches Baumaterial zu ihrer Bildung voraus. Von diesem Gesichtspunkt geleitet gelang es Goebel, Kulturexemplare von *Viola silvatica* und *Viola odorata* var. *semperflorens*, die vorher kleistogam geblüht hatten, durch Trockenhaltung und reichliche Besonnung in der ersten Hälfte des Juli zur Bildung der in dieser Jahreszeit ganz ungewöhnlichen, chasmogamen Blüten zu bringen. Das Kleistogamwerden der Blüten steht hiernach weder mit dem Mangel an Bestäubungsvermittlern noch mit der Sterilität der chasmogamen Blüten in ursächlichem Zusammenhange: die kleistogamen Blüten treten nicht deshalb auf, weil die chasmogamen Blüten keinen Samen ansetzen, sondern „die Samenbildung in diesen kann unterbleiben, weil kleistogame Blüten vorhanden sind".

1) Biolog. Centralbl. XXIV (1904), S. 673—697; 737—753; 768—787.

Gegen den Erfahrungssatz Goebel's, dass die kleistogamen Blüten bei normaler Entwickelung den chasmogamen vorangehen, wendet sich W. Burck im ersten Teil seiner Abhandlung (S. 9—23), indem er zu zeigen versucht, dass bei *Ruellia tuberosa*, deren Blüteneinrichtung er bei Batavia in allen Jahreszeiten an den dort reichlich verwilderten Exemplaren untersuchen konnte, die beiderlei Blütenformen sowohl gleichzeitig als in beliebigem Wechsel hintereinander produziert werden können[1]). Auch einige andere Fälle von anscheinend gleichzeitigem Auftreten der beiden Blütenformen werden von Burck nach eigenen Beobachtungen z. B. an *Commelina benghalensis* oder aus der Literatur mitgeteilt. Das entwickelungsgeschichtliche Verhalten der zweierlei Blüten, sowie andere erst durch Goebel's Untersuchungen klargestellte Momente werden dabei von Burck gar nicht in Betracht gezogen.

Es folgt im zweiten Hauptabschnitt (S. 23—52) der Abhandlung nach einigen Auseinandersetzungen über die Begriffe kleistogam und pseudokleistogam, auf die erst im zweiten Teile dieses Aufsatzes einzugehen sein wird, eine ausführliche Darstellung von den Blütenverschlusseinrichtungen bei *Myrmecodia tuberosa* und bei Anonaceen, wie Arten von *Artabotrys*, *Cyathocalyx*, *Goniothalamus*. *Anona* und *Unona*. Von einer Anzahl dieser Pflanzen hatte W. Burck schon in zwei älteren Arbeiten[2]) eine ausgezeichnete Darstellung ihrer Bestäubungseinrichtung gegeben. In der jetzt veröffentlichten Abhandlung werden die früheren Ergebnisse durch Mitteilungen über früher nicht näher untersuchte Arten ergänzt und auch Vergleichungen mit nächstverwandten, aber nicht geschlossenblütigen Formen angestellt, so dass dieser Teil der Arbeit in wissenschaftlicher Hinsicht sicher großen Wert hat. Zu richtigem Verständnis der nachher auftauchenden Fragen müssen einige Hauptergebnisse der Beobachtungen Burck's hier kurz mitgeteilt werden.

Bei *Myrmecodia tuberosa* zeigt sich die Nektarabsonderung in der geschlossenen Blüte, deren vier Kronzipfel an der Mündung stets ganz dicht aneinanderschließen, vollkommen normal; auch befinden sich die Bestäubungsorgane vor dem Auswachsen der Krone im Zustande der Protogynie; erst später bei fortschreitendem Längenwachstum der Korolle werden die ihr angewachsenen vier Staubblätter mit den nun geöffneten Beuteln derart an den vier ihnen opponierten Narben vorübergeführt, dass Pollenkörner an den Narbenpapillen haften bleiben.

---

1) Bei *Impatiens noli tangere* und *I. parviflora* hat Goebel (a. a. O. S. 682) selbst nachgewiesen, dass die kleistogamen Blüten auch nach den chasmogamen auftreten können.

2) Sur l'organisation florale chez quelques Rubiacées. Ann. d. Jard. Botan. de Buitenzorg. IV, p. 17—20. — Über Kleistogamie in weiterem Sinne und das Knight-Darwin'sche Gesetz. Ann. d. Jard. Botan. de Buitenzorg. VIII, p. 125—139.

Bei einer Anzahl von Anonaceen, wie *Artabotrys Blumei*, *A. suaveolens*, *Cyathocalyx zeylanicus*, *Anona muricata* und anderen Arten der Sektion *Guanabani*, desgleichen bei *Goniothalamus giganteus* und anderen Spezies dieser Gattung bleiben die drei inneren Kronblätter stets geschlossen und bilden eine Art von Hohlkappe über der Säule des vielgliedrigen Andröceums und Gynäceums; die beiderlei letzteren Organe haben eine solche Lage gegeneinander, dass direkte Autogamie unmöglich erscheint. Die Bestäubung findet auch erst beim Verwelken der in natürlicher Lage hängenden Blüten statt, wobei die abfallenden Kronblätter die Stamina mitnehmen und die Beutel an den Narben vorübergeführt werden. Der Verschluss der Blüten ist der Anlage nach kein vollständiger, da bei den meisten Arten mit Ausnahme von *Anona muricata* an der Basis der drei inneren Kronblätter je ein Eingangstor ausgebildet ist; dieses wird jedoch von außen dadurch verschlossen, dass sich die äußeren Kronblätter dicht über die Öffnung legen. Bei *Anona muricata* besitzen die drei inneren Kronblätter dachziegelige Knospenlage und bleiben von Anfang bis Ende des Blühens vollkommen geschlossen, während die drei äußeren Kronblätter in der Knospe klappig aneinanderschließen und später an der ausgewachsenen Blüte auseinanderweichen. Bei einer dritten Gruppe von Arten wird der Blütenschluss durch die äußeren Kronblätter hergestellt, indem hier die drei inneren Kronteile — wie bei *Anona reticulata* — nur als ebensoviele kleine Schüppchen angedeutet sind, oder wie bei *Unona*-Arten aus der Sektion *Dasymaschalon* völlig fehlen. Bei *Anona reticulata* fallen die Kronblätter gegen Ende des Blühens nicht ab, sondern vertrocknen allmählich und „ihre Nägel greifen dabei unter den Staubfadenzylinder hindurch, infolgedessen bei der Zusammenziehung der Krone die Staubgefäße loslassen und gleichsam auf die Narben getrieben werden" (S. 44). Bei *Unona cleistogama* und *coelophlaea* sind die äußeren Kronblätter derart längs ihrer Mediane eingefaltet, dass ihr Querschnitt einen dreistrahligen Stern bildet; ihre Basalteile umschließen eng die Bestäubungsorgane und berühren sich an den Rändern, ohne verwachsen zu sein. Die Bestäubung findet auch in diesem Falle erst beim Abfallen der Blütenblätter durch die mitgenommenen und an den Narben vorübergeführten Staubblätter statt.

Es ist bemerkenswert, dass in allen diesen Fällen die Bestäubungsorgane, d. h. Narbe und Antheren, weder durch ihre gegenseitige Lage noch durch ihre physiologische Beschaffenheit in der unverwelkten Blüte zu einer frühzeitigen und zwangsmäßigen Autogamie genötigt sind, wie wir sie sonst in kleistogamen Blüten gewöhnlicher Art, oft unter gegenseitiger Fixierung von Narben und Antheren durch auskeimende Pollenschläuche, anzutreffen pflegen.

Nach meiner Auffassung liegt das Charakteristische der von Burck bei *Myrmecodia tuberosa* und den oben genannten Anonaceen aufgefundenen Blütenverschlusseinrichtungen darin, dass bei ihnen

1. die chasmogame Blütenform völlig fehlt — eine Tatsache, die Burck im weiteren Verlaufe seiner Darstellung durch das „Latentwerden" des chasmogamen Zustandes erklärt;

2. spezifische Hemmungsbildungen der Blütenorgane — abgesehen vom Blütenverschluss — fehlen, vielmehr in einem Falle (bei *Anona muricata* nach S. 40) sogar eine Vergrößerung der drei- inneren Kronblätter im Vergleich zu verwandten, offenblütigen Arten beobachtet wird; endlich

3. die Selbstbestäubung nicht zwangsmäßig (in obigem Sinne), sondern entweder erst beim Welken und Zusammenziehen der Krone (bei Anonaceen) oder bei nachträglichem Wachstum der letzteren in der deutlich dichogam angelegten und nektarabsondernden Blüte (bei *Myrmecodia*) — also wie auch sonst vielfach in chasmogamen, autogamen Blüten — eintritt.

Mit den geschilderten, durch ihren konstanten Verschluss sicher merkwürdigen Blüten stellt Burck noch einige andere Vorkommnisse in Parallele. So fand er bei drei Arten der Araceengattung *Homalomena* die Spatha beständig geschlossen, infolgedessen ihre sonst normalen, weiblichen Blüten durch den Pollen der männlichen bestäubt werden müssen. Dauernder Blütenverschluss scheint außer bei einigen schon von Ch. Darwin angeführten Orchideen (*Schomburgkia, Cattleya, Epidendron* und *Thelymitra*) auch bei einer *Chrysoglossum*[1])-Art nach Forbes, sowie bei *Bulbophyllum cleistogamum* und bei *Liparis cleistogamum* nach J. J. Smith vorzukommen. Bei *Tainia penangiana*, die Burck im Garten von Buitenzorg beobachtete, entwickelten die aus Java und Amboina stammenden Exemplare immer geschlossene Blüten, die aus Penang stammenden trugen dagegen offene Blüten (S. 49).

Dieser hier auftretende Wechsel zwischen zweierlei Blütenformen veranlasst Burck, aus der Literatur noch einige weitere Vorkommnisse heranzuziehen, in denen sich die kleistogame Blüte von der daneben vorkommenden, chasmogamen entweder gar nicht oder nur wenig unterscheidet, wie z. B. bei *Lathyrus Nissolia* nach Darwin, *Hordeum vulgare* und *distichum* nach Hildebrand, *Juncus bufonius* nach Batalin uud Ascherson, *Gentiana Pneumonanthe* nach Graebner u. s. w. — lauter Fälle, bei denen die oben bei 2 und 3 hervorgehobenen Merkmale nicht zutreffen und außerdem die chasmogame Blütenform ja nicht fehlt.

---

1) Nach Angabe von Forbes in: A Naturalist's Wanderings in the Eastern Archipelago (p. 84—85) war dieses *Chrysoglossum* ein kultiviertes Exemplar, das in Mr. Lash's Garten bei Kosala wuchs.

Der dritte Hauptabschnitt (S. 52—73) der Arbeit von Burck beschäftigt sich vorzugsweise mit der „Bedeutung der chasmogamen Blüte für die kleistogame Pflanze". Das hier vorgebrachte, ziemlich weitschichtige und vorzugsweise nach bekannten Angaben der Literatur zusammengetragene Material lässt sich unter folgende Sätze zusammenfassen (S. 72—73):

a) Bei vielen kleistogamen Pflanzen kommt die chasmogame Blüte nicht mehr zur Entwickelung. Es sind dies die bereits oben angeführten Fälle von Anonaceen, *Myrmecodia*, Orchideen und *Homalomena*.

b) Die chasmogame Blüte tritt bei anderen Pflanzen sehr ungleichmäßig auf und scheinbar unter Mitwirkung vieler auf ihre Entwickelung günstig wirkender Faktoren, während sie sich leicht unterdrücken lässt. Das gilt z. B. von *Impatiens noli tangere*, *I. fulva*, *Ruellia tuberosa* u. a.

c) Die chasmogamen Blüten bleiben den kleistogamen gegenüber häufig in der Minderzahl, z. B. bei *Ruellia tuberosa* in Batavia, *Impatiens noli tangere* bei Amberg in Bayern nach Goebel, bei *Impatiens fulva* in Surrey nach A. W. Bennett, bei *Amphicarpaea monoica* nach Miss Adeline Schively in Nordamerika.

d) Die chasmogamen Blüten setzen bei einigen Pflanzen wie *Voandzeia*[1]), *Leersia*, *Eranthemum* niemals Frucht an oder erscheinen bei anderen an bestimmten Standorten ganz oder teilweise steril (*Amphicarpaea*, *Viola*-Arten, *Oxalis Acetosella*).

e) Die chasmogamen Blüten sonst kleistogamer Pflanzen „bringen beinahe immer selbstbefruchteten Samen hervor" (S. 73). Als Beweis dafür zitiert Burck *Lathyrus Nissolia*, *Ononis minutissima*, *Vandellia nummularifolia*, *Impatiens noli tangere*, *Oxalis Acetosella* (sämtlich nach Darwin's Kulturversuchen unter Insektenabschluss), ferner *Lamium amplexicaule*, *Spergularia salina* und *Polygala*-Arten nach Mac Leod, *Vicia lathyroides* (nach dem Botan. Jahresbericht), *Ruellia tuberosa* und *Cardamine chenopodifolia* nach Burck's eigenen Beobachtungen, *Juncus bufonius* (nach Ascherson), *Eranthemum cinnabarinum* und *crenulatum* (nach John Scott), *Amphicarpaea monoica* nach Miss Adeline Schively, endlich Arten von *Schomburgkia*, *Cattleya*, *Epidendrom* und *Thelymitra*, die sich nach Darwin selbst bestäuben, und *Capsella bursa pastoris* nebst *Pisum sativum* nach Goebel, deren kleistogame, durch kümmerliche Ernährung hervorgerufene Blüten Burck (S. 63—64) jedoch zu den pseudokleistogamen stellt.

---

1) Aus den chasmogamen Blüten entwickelte Früchte von *Voandzeia subterranea* wurden von Taubert beobachtet (nach Engler in Sitzungsb. K. Akad. Wissensch. Berlin 1895, V, S. 65—66). Für *Leersia* führt Burck selbst (a. a. O. S. 124) Fälle an, in denen die aus der Blattscheide hervorgetretenen Teile der Infloreszenz fertile Blüten trugen.

f) Wenn die chasmogame Blüte einer mit zweierlei Blütenformen auftretenden Pflanze „dann und wann mit Pollen einer anderen Pflanze befruchtet wird, bringt solche Kreuzung ihren Nachkommen nicht die Vorteile, welche bei so vielen anderen Pflanzen von einer Kreuzbefruchtung die Folge sind" (S. 73). Die hierzu zitierten Kulturversuche Darwin's an *Ononis minutissima* und *Vandellia nummularifolia* mit Pflanzen aus gekreuzten und aus kleistogam erzeugten Samen erwiesen nämlich kein entschiedenes Übergewicht zugunsten der durch Kreuzung erzeugten Pflanzen (S. 66—70). Auch *Pisum sativum*, das zwar keine echt kleistogamen Blüten besitzt, aber während vieler Generationen sich auf dem Wege der Selbstbestäubung durch Samen fortgepflanzt hat, ist also „wohl niemals empfindlich für die Folgen der Selbstbestäubung gewesen" (S. 71). Dagegen ist bei *Viola tricolor*, die außerordentlich empfindlich für die nachteiligen Folgen der Selbstbefruchtung ist, eine völlig autogame Unterart: *V. tricolor arvensis* entstanden.

Aus allen diesen unter a bis f aufgeführten Tatsachen zieht Burck den Schluss, dass „Pflanzen, welche einen Vorteil aus einer Kreuzung ziehen, keine kleistogamen Pflanzen werden können", und dass „umgekehrt eine Kreuzung den Nachkommen kleistogamer Pflanzen keinen Vorteil bringt" (S. 72). Das schließliche Endergebnis dieser ganzen langen Auseinandersetzung lautet dahin, dass „die chasmogame Blüte für die kleistogame Pflanze von geringer Bedeutung" sei.

Im nächstfolgenden Teil seiner Abhandlung (S. 73—117) begibt sich W. Burck, ohne dabei wesentliche Neubeobachtungen oder Versuche anzuführen, vorwiegend auf das Gebiet der Spekulation. Er denkt sich, dass die Blüten einer Pflanze gelegentlich „durch Mutation" geschlossen bleiben können, — was ja an sich eine nicht unwahrscheinliche Vorstellung ist —, und fragt sich dann, ob „eine solche Mutation der Pflanze einen Vorteil bringt oder nicht" (S. 74). „Bei solchen Pflanzen, wo die Vorteile mehr oder weniger beträchtlich waren, hat die Mutation eher Feld gewinnen können, als bei anderen, wo der Vorteil von geringerer Bedeutung war, und in vielen Fällen hat sie die nicht mutierten Individuen ihrer Art offenbar ganz verdrängen können, und ist die Mutante sogar die Stammform einer großen Zahl von Arten geworden" (S. 75) — so bei *Goniothalamus*, *Artabotrys* u. a. — „So kommen wir jetzt auf ganz anderem Wege als im vorausgehenden Abschnitt und bei Erwägung, auf welche Weise die Kleistogamie aller Wahrscheinlichkeit nach entstanden ist, zu dem nämlichen Schluss: dass eine Pflanze, deren Nachkommen aus selbstbefruchtetem Samen an Stärke und Fruchtbarkeit denjenigen aus gekreuzten Samen nachstehen, keine kleistogame Pflanze werden kann, und umgekehrt,

dass eine kleistogame Pflanze aus einer Kreuzung keinen Vorteil ziehen kann."

Ausdrücklich wird von Burck hier jetzt die Unterscheidung von zwei Hauptgruppen von Pflanzen mit geschlossenen Blüten als sehr wichtig hervorgehoben, nämlich der einen, zu der die von ihm genannten Anonaceen, ferner *Myrmecodia tuberosa*, *Homalomena* u. a. gehören und von der die chasmogame Blütenform überhaupt nicht bekannt ist, während bei der zweiten Gruppe neben kleistogamen Blüten immer auch chasmogame, wenigstens unter gewissen Lebensbedingungen oder an bestimmten Lokalitäten, angetroffen werden; letztere Gruppe besteht aus den im gewöhnlichen Sinne kleistogamen Pflanzen wie Arten von *Ruellia*, *Impatiens*, *Viola* u. a.

Burck bezeichnet (S. 79) die erstere Gruppe von Pflanzen als die der konstant kleistogamen Varietäten, weil er annimmt, dass bei ihnen das Vermögen zur Erzeugung chasmogamer Blüten völlig latent geworden ist. Bei der zweiten Gruppe von Pflanzen, bei denen dagegen sowohl das Artmerkmal, als das durch Mutation entstandene Merkmal beide aktiv geblieben sind, soll es sich um kleistogame Zwischenrassen handeln, die sich ähnlich verhalten wie viele von de Vries untersuchte Gartenvarietäten.

Bei diesen kleistogamen Zwischenrassen scheint die Mutation bisweilen nur lokal aufzutreten, so dass es bestimmt abgegrenzte, geographische Gebiete gibt, in denen die chasmogame Form völlig fehlt oder doch äußerst selten ist. Das wird zunächst an solchen Pflanzen näher erläutert, bei denen sich die zweierlei Blütenformen nur wenig — nämlich meist nur in einem einzelnen Merkmal — voneinander unterscheiden, wie an *Leersia oryzoides* (S. 85) nach Angaben von Duval-Jouve in Frankreich und an *Juncus bufonius* nach Batalin in Zentralrussland. Ähnliches gilt auch für den von Graebner beobachteten Fall gelegentlicher Kleistogamie bei *Gentiana Pneumonanthe*, für die von Magnus bei Kissingen beobachteten, geschlossen bleibenden Blüten von *Spergularia salina*, für den von Knuth angeführten Fall von *Drosera*, für die von Darwin näher untersuchte *Vandellia nummularifolia*, weiter für die von Graf Solms-Laubach beschriebenen *Heteranthera*-Arten, wie *H. callaefolia*, *H. Potamogeton*, und *H. Kotschyana*, die nach Burck's Ansicht (S. 89) möglicherweise „drei verschiedene Formen ein- und derselben Mittelrasse" von ungleicher geographischer Verbreitung sind, endlich auch für das durch Kerner von Marilaun näher geschilderte Verhalten von *Viola sepincola* in Gebirgstälern Tirols.

Bei der nun folgenden Erörterung der Frage, ob eine Mutation auch für solche kleistogamen Pflanzen anzunehmen ist, bei denen sich die zweierlei Blütenformen in mehreren Merkmalen voneinander unterscheiden, betrachtet Burck zunächst zwei bei diesen Pflanzen hervortretende Erscheinungen gesondert: nämlich einerseits den

Blütenschluss, andererseits das Auftreten von Blüten ungleicher Größe und Form, die entweder auf den nämlichen Pflanzenstock beschränkt sind oder auf verschiedene Individuen verteilt sein können, wie es bei den sexuell variierenden Pflanzen in ungemein großem Umfange mit zahlreichen Abstufungen vorkommt. Alle diese Formen fasst Burck nun mit den kleistogam blühenden Pflanzen, sowie den einfach- und gefülltblütigen Gartenvarietäten unter dem Ausdruck: Diaphoranthen zusammen und nimmt für diese ganze Gruppe eine ähnliche Entstehung der abweichenden Form durch Mutation aus der ursprünglichen an, wie sie von de Vries für die gefüllten Blüten aus einfachen gezeigt worden ist.

Gibt man diese Prämisse als bewiesen zu, dann muss:

1. die eine Reihe der sexuell variierenden Pflanzen, nämlich die auf getrennten Stöcken männlich oder weiblich gewordenen Formen der andro- und gynodiözischen Pflanzen, ferner die echt diözischen Arten und die kleinblütigen Formen mit zweierlei entweder allogam oder autogam ausgeprägten Zwitterblüten, die als „Diaphoranthen im engeren Sinne" bezeichnet werden, mit den konstant kleistogamen Varietäten von *Myrmecodia*, Anonaceen u. s. w. verglichen werden, und ebenso müssen

2. die auf gleichem Stock variierenden, andro- und gynomonözischen Formen wie z. B. der Labiaten, Sileneen u. a., die monözischen Diaphoranthen wie *Salvia Clinopodium*, und die Formen, welche zwitterige und eingeschlechtige Blüten auf demselben Individuum tragen, wie *Viburnum*, *Hydrangea*, *Centaurea* u. a., mit den kleistogamen Zwischenrassen auf ein- und dieselbe Stufe gestellt werden.

Die Deutungen, die bisher von verschiedenen Forschern wie Hildebrand, Darwin, H. Müller, Ludwig, Düsing u. a. dem Wechsel des Geschlechts und der Blütengröße beigelegt worden sind, kann Burck nicht als stichhaltig gelten lassen, weil sich ihre Erklärungen vielfach widersprechen. Erst Beijerinck hat darauf aufmerksam gemacht, dass z. B. die weibliche Form einer gynodiözischen Art, die durch den Pollen der Zwitterpflanze befruchtet wird, aus ihrem Samen immer wieder selbst reproduziert wird, ebenso wie aus Samen gefülltblütiger Azaleen, der durch Bestäubung mit Pollen einfachblütiger Sorten gewonnen wurde, immer wieder sowohl einfache als gefülltblütige Stöcke erhalten werden. In analoger Weise gehen aus Samen einer echt kleistogamen Pflanze neben chasmogamen auch wiederum kleistogame Nachkommen hervor. Dagegen sollen aus den Samen pseudokleistogamer Pflanzen, deren Blüten nur durch die äußeren Bedingungen modifiziert sind, immer nur chasmogame Nachkommen hervorgebracht werden. Darin erblickt Burck einen Beweis dafür, dass der Blütenverschluss der echt kleistogamen Pflanzen von äußeren Bedingungen

ebenso unabhängig ist, wie das Auftreten weiblicher Pflanzen unter den Nachkommen einer gynodiözischen Art.

Als Stütze für diese Annahme werden die bekannten Kulturversuche Strasburger's mit diözischen Pflanzen angeführt, die nur den Schluss zulassen, dass bei ihnen das Zahlenverhältnis der beiden Geschlechter — unabhängig von äußeren Bedingungen — auf die Nachkommen übertragen wird. Auch hebt Burck hervor, dass die Gynodiözie nicht, wie gewöhnlich angenommen, als Übergangsstufe der Zwitterform zur Diözie aufzufassen sei; es bedarf hier vielmehr einer neuen Mutation, bei der außer den Staubblättern auch das Gynäceum getroffen wird, denn andernfalls müsste die Pflanze im gynodiözischen Zustande verharren. Auch die Kulturversuche von Willis mit gynodiözischem *Origanum vulgare*, bei denen eine periodische Zu- und Abnahme in der Zahl der weiblichen Blüten zu konstatieren war, sprechen dafür, dass die hier auftretenden Reduktionen in der Zahl der Staubblätter mit Abänderungen der Blattzahl oder der Verzweigung parallel sind, wie sie de Vries z. B. bei *Trifolium pratense quinquefolium*, *Plantago lanceolata ramosa* u. a. beobachtete.

Alle diese Beweisstützen zusammenfassend lässt sich also nach Burck (S. 109) folgendes sagen: „Der Unterschied zwischen denjenigen Pflanzen, wo die geschlossene Blüte nur durch den Blütenschluss, und denjenigen, wo sie sich auch noch durch Rückbildungserscheinungen von der chasmogamen Blüte unterscheidet, ist der Tatsache zuzuschreiben, dass bei den ersteren reine, systematische Arten, bei den letzteren aber diaphoranthe Zwischenrassen kleistogam geworden sind."

Für die Richtigkeit dieser Anschauung führt Burck als tatsächlichen Beleg zuletzt noch das Auftreten von verkleinerten, aber offenen Blüten neben kleistogamen an, wie es z. B. für *Viola biflora* von Lindman, für *V. odorata* und *silvatica* von Goebel, für *Oxalis Acetosella* von Darwin und Rössler, für *Campanula colorata* von Darwin, für *Ruellia tuberosa* von Burck selbst, für *Amphicarpaea monoica* von Miss Adeline Schively, für *Eranthemum*-Arten von John Scott beschrieben worden ist. In diesen Fällen zeigt sich die Rückbildung aus der chasmogamen Blüte teils in der Verkleinerung der Krone und anderer Blütenorgane, teils im Schwinden von Blumenblättern, Staubblättern und Nektarien, teils aber auch in der Form des Ausstäubens und der Pollination, so dass hier also „ganz augenscheinlich diaphoranthe Varietäten und Zwischenrassen kleistogam geworden sind".

Der letzte Abschnitt der inhaltsreichen Abhandlung Burck's fasst die wesentlichen Ergebnisse in 10 Sätzen zusammen und sucht von der Hypothese aus, dass es sich bei der Mehrzahl der kleistogamen Pflanzen — nämlich bei allen mit den zweierlei Blüten-

formen ausgestatteten Gewächsen — um Zwischenrassen handelt, näheren Aufschluss auch über die Faktoren zu gewinnen, die das Auftreten und die Fruchtbarkeit der chasmogamen Blüte beeinflussen. Es zeigt sich hier eine gewisse Reziprozität zwischen den beiden Blütenformen, indem z. B. an Pflanzen von *Commelina benghalensis* die reichlich offene Blüten tragen, nur spärlich die kleistogame Form beobachtet wird und umgekehrt. Die kleistogam erzeugten Samen hatten in diesem Fall ein etwa doppelt so großes Gewicht als die chasmogam entstandenen. „Sie ziehen also einen großen Teil der Nährstoffe an sich, und dies hat ohne Zweifel einen großen Einfluss auf die Bildung offener Blüten." Ähnliche Verhältnisse hat Miss Adeline Schively auch für *Amphicarpaea monoica* nachgewiesen.

Der Schlusspassus der Abhandlung lautet: „Alles zusammenfassend, was wir jetzt von den Faktoren wissen, welche auf das Auftreten der chasmogamen Blüte bei kleistogamen Zwischenrassen ihren Einfluss ausüben, sehen wir, dass zunächst das Hervortreten der normalen Blüte in hohem Maße befördert wird durch die Lebenslage im ausgedehntesten Sinne des Worts, d. h. nicht nur durch die Nahrungsverhältnisse, sondern auch durch alles, was der Ernährung der Pflanze zuträglich ist, wie z. B. eine genügende Beleuchtung, eine hinreichende Temperatur u. s. w., dass aber auch und zumal bei denjenigen Pflanzen, welche frühzeitig eine beträchtliche Menge kleistogamer Blüten bilden, das Auftreten der chasmogamen sowie die Fertilität dieser letzteren durch diese kleistogamen Blüten, welchen die Bildungsstoffe zuströmen, beeinflusst werden mit der Folge, dass entweder die chasmogamen Blüten nicht angelegt werden oder wenn sie doch gebildet werden, sie doch nicht ihre Früchte reifen können."

II.

Dem Leser wird nicht entgangen sein, dass die oben wiedergegebenen Darlegungen Burck's in zwei ungleichartige Partien zerfallen, nämlich in einen empirischen, auf tatsächlichen Beobachtungen beruhenden Teil und in einen spekulativen, der die Mutationslehre von de Vries zu Hilfe ruft. In letzterem Abschnitt ist die Art der Schlussfolgerung diese: 1. Durch die Beobachtungen und Bastardierungsversuche von de Vries ist die Existenz von Zwischenrassen bei Gartenvarietäten erwiesen. — 2. Die Mehrzahl der kleistogamen Pflanzen, ausgenommen die reinen, systematischen Arten, bei denen die chasmogame Form völlig „latent" geworden ist, sind mit den einfach- und gefülltblütigen Gartenvarietäten und anderen Diaphoranthen, wie besonders den sexuell variierenden Pflanzen, auf ein- und dieselbe Stufe zu stellen. — 3. Also sind die kleistogam-chasmogam blühenden Pflanzen diaphoranthe Zwischenrassen und

die von de Vries für solche Rassen ermittelten Vererbungsgesetze gelten auch hier!

Mir leuchtet weder die logische Konsequenz dieses offenbaren Zirkelschlusses ein, in dessen zweitem Satze das vorausgesetzt wird, was bewiesen werden soll, noch kann ich es als durch Tatsachen bewiesen erachten, dass die mit zweierlei Blütenformen ausgestatteten Pflanzen mit den sexuell variierenden auf ein- und dieselbe Stufe zu stellen wären. Denn in diesem Falle müssten die chasmogamen Blüten eingeschlechtig und die kleistogamen zwitterig sein, oder es müsste zwischen ihnen die umgekehrte Sexualverteilung herrschen, was beides bei den zwitterblütigen, kleistogam-chasmogamen Pflanzen tatsächlich nicht zutrifft. Höchstens könnten solche Pflanzen, die wie *Viola tricolor*, *Erodium cicutarium*, Arten von *Euphrasia* u. a. auf getrennten Stöcken zweierlei zwitterige Blütenformen, eine allogame und eine autogame tragen, also die Diaphoranthen Burck's im engeren Sinne, mit den chasmogam-kleistogam blühenden Pflanzen verglichen werden, da auch bei diesen — wenn auch in der Regel auf demselben Stock — die offenen Blüten vorwiegend oder teilweise für allogame, die geschlossenen regelmäßig für rein autogame Bestäubung eingerichtet sind. Es würde die von Burck als bewiesen angenommene Hypothese besagen, dass Abänderungen in der Geschlechtsverteilung der Blüten, die zugleich Änderungen in der Natur ihrer bei der Befruchtung gepaarten Keimzellen zur Folge haben, auf ein- und derselben Stufe stehen mit bloßen Wachstums- und Hemmungsvorgängen der Blütenteile — einschließlich der Bestäubungsorgane —, wie wir sie bei der Reduktion einer chasmogamen Blüte zu einer kleistogamen in so mannigfaltiger Form, aber immer in Abhängigkeit von äußeren Faktoren, beobachten. Es braucht ja die bestimmte Reduktionsform nicht notwendigerweise in die Keimzellen einzutreten, ebensowenig wie die durch irgend ein Lebensverhältnis verkleinerten Blätter eines Baumes immer in der gleichen Reduktionsform auf die Nachkommen vererbt werden. Die weibliche Blüte einer gynodiözischen Pflanze muss durch fremden Pollen bestäubt werden und muss[1]) heterogenetische Samen produzieren; die chasmogame Blüte einer mit den zweierlei Blütenformen versehenen Pflanze kann aber ebensowohl durch eigenen wie durch fremden Pollen bestäubt werden, wenn nicht besondere Einrichtungen das eine oder andere unmöglich machen, und sie kann daher im allgemeinen sowohl autogenetische als heterogenetische Nachkommen liefern. Ob das eine oder das andere tatsächlich geschieht, hängt ebenso von äußeren Lebensbedingungen ab, wie der Wechsel zwischen der chasmogamen und kleistogamen Blütenform. Nur die Fähigkeit

1) Abgesehen von Parthenogenese und den ihr gleichwertigen Vorgängen.

zu dieser Variation erscheint vererbbar, nicht die bestimmte Form als solche.

In welche elementaren Eigenschaften im Sinne von de Vries[1]) ist aber diese schließlich in den Keimzellen oder in noch kleineren Erblichkeitseinheiten zu suchende Variationsfähigkeit der mit zweierlei Blütenformen ausgestatteten Pflanzen zu zerlegen?

Die Beantwortung dieser Frage und eine Kritik der mit ihr zusammenhängenden Hypothese Burck's würde ein tieferes Eingehen auf die prinzipiellen Voraussetzungen der Mutationslehre von de Vries nötig machen, als es der Absicht des vorliegenden Aufsatzes entspricht. So bedeutsam die genannte Lehre für die Erkenntnis der Vererbungsgesetze bei Hybridverbindungen ist, kann sie doch nicht auf die Legitimverbindungen[2]) zwischen Individuen ein- und derselben Spezies — und nur solche kommen hier in Betracht — ohne weiteres übertragen werden, wie dies Burck ohne eigentlich tatsächliche Gründe unternimmt. Es fehlen uns bei den sexuell variierenden Pflanzen viel zu sehr die notwendigen genaueren Erfahrungen über die hier so wechselnden Verhältnisse der Blumengröße, der Dichogamie und der Geschlechtsdifferenzierung, desgleichen über die Abhängigkeit dieser Variationen von Ernährungsbedingungen und anderen äußeren Faktoren, wie z. B. dem Wechsel der Jahreszeit, ebenso sehr auch statistische Feststellungen der Korollengröße und der Erbzahlen in den Einzelgenerationen — lauter Probleme, die mit recht bedeutenden, experimentellen Schwierigkeiten umgeben sind —, so dass ein irgendwie haltbares Urteil über die in Rede stehenden Vererbungsfragen bei den sexuell variierenden Pflanzen zurzeit ganz ausgeschlossen erscheint. Haben doch die von Goebel an dem viel engeren Kreise der kleistogamen Pflanzen angestellten Untersuchungen gezeigt, wie große Lücken die genauere Kenntnis dieser von so zahlreichen Forschern behandelten Klasse von Blumeneinrichtungen noch aufweist! Und W. Burck wollte ja nach eigenem Geständnis[3]) auf den von Goebel festgelegten Daten weiter bauen, er verliert

1) Vgl. de Vries. Die Mutationslehre. Leipzig 1901—1903, II. Bd., S. 5.

2) Wenn Correns (Über Vererbungsgesetze, Berlin 1905, S. 9) jede Vereinigung zwischen ungleich veranlagten Keimzellen als Bastardierung bezeichnet und die gleichen Vererbungsgesetze für Legitimverbindungen wie für Hybridverbindungen (in gewöhnlichem Sinne) annimmt, so müsste bei den kleistogamblühenden Pflanzen doch erst bewiesen werden, dass die autogam befruchteten Keimzellen der chasmogamen Blüte andersgeartete Nachkommen liefern als die ebenso befruchteten Keimzellen der kleistogamen Blüte; dass die allogam entstandenen Kreuzungsprodukte der offenen Blüte erblich anders veranlagt sind als die Nachkommen aus rein autogamen Verbindungen, ist allerdings von vornherein anzunehmen. Einige hierher gehörige Züchtungsversuche werden weiter unten Erwähnung finden.

3) A. a. O. S. 9.

aber diesen wertvollen Gesichtspunkt über seinen Mutationsannahmen nur zu sehr aus dem Auge.

Ich kann daher nicht weiter auf dies hypothetische Gebiet eingehen, sondern beschränke mich in folgendem auf den Nachweis, dass die Auffassung Burck's von den kleistogamen Blüteneinrichtungen mit zahlreichen Beobachtungen anderer Forscher, die er sämtlich ebenso unberücksichtigt lässt, wie meine eigenen kleinen Beiträge zur Blütenökologie, in einer ganzen Reihe entscheidender Punkte in Widerspruch steht.

In erster Linie gilt dies von der Stellung, die Burck den konstant geschlossenblütigen, von ihm zuerst genauer beschriebenen Formen der Anonaceen, der *Myrmecodia tuberosa* u. a. gegenüber den kleistogam-chasmogam blühenden Pflanzen anweist. Mit vollem Recht hebt er selbst den tiefgreifenden Unterschied zwischen diesen beiden Gruppen hervor, den er sogar auf ihre ungleiche Abstammung zurückführen will. Aber sind die von Burck beschriebenen, konstant geschlossenen Blüten überhaupt kleistogam in dem Sinne, den wir blütenökologisch mit diesem Ausdruck verbinden? Burck wird antworten, sie haben doch auch geschlossene Blüten! — Wie sehr diese Auffassung eine rein äußerliche, das Wesen der Sache gar nicht berührende ist, lässt sich leicht nachweisen.

Die kleistopetalen Blüteneinrichtungen.

Es ist Burck völlig entgangen, dass gerade über konstant geschlossenblütige, aber sonst in ihren Blütenorganen nicht reduzierte Pflanzen anderweitige, in Südamerika angestellte Beobachtungen vorliegen, die zum Vergleiche mit den von ihm selbst entdeckten Vorkommnissen herausfordern. So fand Ule[1]) in der Serra do Itatiaia Brasiliens an der Melastomacee *Purpurella cleistopetala* regelmäßig Blüten, deren Kronzipfel fest zusammenneigen, ohne dass ein spontanes Öffnen zustande kommt. Dabei sind die Bestäubungsorgane protandrisch und die Honigabsonderung ist ebenso normal wie in den von Burck beschriebenen Blüten der *Myrmecodia tuberosa*. Ule sah mit Pollen bepuderte Ameisen in die Blüten eindringen und fand auch an der Korollenspitze durchlöcherte Blüten, weshalb er Hummeln als die vermutlichen Bestäuber annimmt. Wie dem auch sei, ist doch die allogame Einrichtung der Blüten und die fehlende Zwangsbestäubung hier ebenso deutlich wie bei denen von *Myrmecodia* und den geschlossenblütigen Anonaceen.

Noch ausgeprägter und verbreiteter findet sich die gleiche Einrichtung bei Bromeliaceen. Hier hatte bereits Fritz Müller[2])

1) Berichte Deutsch. Botan. Gesellsch. XIII (1895), S. 415—420; XIV (1896), S. 169—178.

2) Ebenda XIII (1895), S. 160—162.

bei *Nidularium*-Arten, wie *N. stella rubra* u. a. bemerkt, dass die Krone aus dem Kelch hervortritt, ohne sich zu öffnen, und schließlich zu einer schlüpfrigen Masse zerfließt. „Schon wenn die Krone den Kelch erst um 2 cm überragt, findet man oft die fest aneinanderliegenden Ränder ihrer Zipfel mit weißem Blütenstaub bedeckt, den ein besuchender Kolibri an ihnen abgestreift hat. Will man die Blume bestäuben, so muss man ein Blumenblatt abbiegen und festhalten; losgelassen schmiegt es sich sofort wieder den beiden anderen an" — mit diesen Worten äußert sich Fritz Müller[1]) über den ihm sehr auffallenden Fall. Ule fand diese Verschlusseinrichtung bei etwa 20 Arten der Gattung *Eunidalarium*[2]) auf; auch hier sind die sonstigen Einrichtungen der Blüte wie Nektarabsonderung, Art der Pollenausstreuung u. s. w. von gewöhnlicher Kleistogamie durchaus verschieden, wie denn auch Kolibris als tatsächliche Besucher festgestellt wurden. Einen direkten Beweis dafür, dass in diesem Fall durch die Tätigkeit der Vögel nicht bloß ein gewaltsames Öffnen der Krone, sondern wirksame Xenogamie und Befruchtung eintritt, liefern die verschiedenen von Fritz Müller und Ule beobachteten Bastarde[3]) der Gattung *Nidularium* — so z. B. *N. Paxianum* × *procerum* Lindm. —, da hier nur die Kolibris mit ihrem kräftigen Schnabel imstande sind den Blütenverschluss zu öffnen. Oder will Burck annehmen, dass in diesem Fall das Zustandekommen der Bastarde etwa auf Windbestäubung zurückzuführen wäre? Auch diese Annahme könnte die Tatsache der eingetretenen Fremdbestäubung nicht umstoßen!

(Fortsetzung folgt.)

Die Leistungen des Zentralnervensystems bei den Schnecken.

Von **Hermann Jordan**,
Privatdozent für Zoologie an der Universität Zürich.

(Schluss.)

Diese Fähigkeit der Pedalganglien, eine Funktion des Systems I. Ordnung nach Bedarf (wie wir sehen werden) zu steigern und zu verringern, können wir noch an anderen Anpassungserscheinungen dartun: Lässt man nämlich eine Last auf den Schneckenmuskel eine Zeitlang einwirken, und entfernt man diese Last hierauf, so reagiert der Muskel durch Tonuszunahme. Je stärker er durch das Gewicht gedehnt wird, um so größer wird diese Reaktion sein. Öfteres Wiederholen des Versuches bedingt natürlich einen mehr und mehr wachsenden Dehnungsgrad (Tonusarmut), da es zu einer

1) A. a. O. S. 162.
2) Berichte Deutsch. Botan. Gesellsch. XVI (1898), S. 360—362.
3) Ebenda XVII (1899), S. 51—63.

Restitution zur Norm niemals ganz kommt. Es nehmen dergestalt die Ausschlagsgrößen mit der Zahl der angestellten Versuche zu. Auch diese Reaktion steht unter dem Einflusse der Pedalganglien: Das ganglienlose Tier wird schon zu Beginn der Versuche, also bei geringer Dehnung mit beträchtlicher Verkürzung auf Entlastung antworten (e. g. 1 g). Es wird aber trotz häufiger Wiederholung und Anwendung sehr hoher Belastung (70 g) niemals sehr weit über die Anfangsleistung hinausgehen (e. g. Maximum 2—2,7 g). Ganz anders verhält sich das Tier, welches sich noch im Besitze seiner Ganglien, oder doch der Pedalganglien befindet: Es wird vorab den Eingriff gar nicht oder fast gar nicht beantworten (etwa 0,2 g). Mehr und mehr steigen die Werte, um schließlich schon bei 50 g Ausgangsbelastung sich auf 6,5 g zu belaufen! Dazu kommt, dass das „normale" Tier stets alle Reaktionen wesentlich schneller ausführt, als das „System I. Ordnung".

Ehe wir nun dazu übergehen wollen, obiges Material zu verarbeiten, müssen wir noch Versuche kennen lernen, die sich auf eine zweite wichtige Frage beziehen: Welchen Gesetzen gehorcht die Regulierung des Tonus, die wir als solche soeben kennen gelernt haben.

Die Beherrscher des Tonus sind die Pedalganglien. Das Cerebralganglion hat auf die oben mitgeteilten Erscheinungen gar keinen Einfluss. In der Norm ist die Aufgabe dieser Zentren im wesentlichen Herabsetzung oder Hemmung des Tonus. Es sind aber die Pedalganglien nicht dergestalt echte Hemmungszentren, dass deren Erregung Tonusfall zur Folge hätte. Im Gegenteil, Reizung dieser Zentren, oder der von ihnen ausgehenden Bahnen, hat eine Zunahme der Belastung (Verkürzung) der Muskulatur zur Folge. Wir können auch auf anderem Wege die Pedalganglien in Erregung versetzen: durch Aufpinselung anisotonischer (Kochsalz-)Lösungen; stets mit dem Erfolg, dass der Gesamttonus steigt. Dabei bleiben die Ganglien unvermindert erregbar. Auf der anderen Seite fällt der Tonus in sehr beträchtlichem Grade, wenn wir jene Zentren schwach kokainisieren, so aber, dass ihre Funktion (Erregbarkeit) nicht beeinträchtigt erscheint. Wenden wir höhere Kokaindosen an, so dass schließlich die Erregbarkeit der Pedalganglien schwindet, so steigt der Tonus in gleichem Maße, als hätten wir diese nervösen Organe exstirpiert.

Der herabgesetzte Erregungszustand des Ganglion bedingt also Herabsetzung des Tonus und umgekehrt. Aber nicht nur des Ganglion. Vermindern wir nämlich den Tonus durch Belastung in einer Muskelpartie, die mit einer anderen nur mehr durch das Zentralnervensystem kommuniziert, so fällt der Tonus auch in dieser letzteren, steigt aber auf Entlastung. Dieser Versuch („Halbtierversuch") wird an einem Präparate ausgeführt, welches man wie

folgt herstellt: Man durchschneidet den Hautmuskelschlauch einer Schnecke in der Medianebene, unter vorsichtigster Schonung der zentralen Nervenelemente, aber auch nur dieser. Nun bringt man eine der beiden symmetrischen Hälften in Verbindung mit der Wage, während die andere mit einem Gewichte belastet wird. Was die Vorsichtsmaßregeln betrifft, welche dieser Versuch verlangt, so muss ich natürlich auf die Hauptpublikation verweisen (Pflüger's Arch. Bd. 106, p. 211 ff.). Um besonders hohe Werte fällt im registrierenden Teile der Tonus, wenn dieser (der registrierende Teil) ab origine „hoch" belastet war (15—25 g). An Stelle des Zentralnervensystems kann auch ein Stück des Nervennetzes treten, dergestalt, dass man beim Zerteilen des Hautmuskelschlauches einmal das Gangliensystem entfernt, dann aber eine Muskelbrücke belässt. Die Beeinflussung der einen Seite durch die andere ist in diesem Falle eine viel geringere, teilweise sogar schwer nachzuweisende, vornehmlich weil die Verbindung durch das Nervennetz eine schlechte ist.

Welche Bedeutung hat nun das dargetane Verhalten innerhalb des Lebens unserer Objekte? Ich habe schon darauf hingewiesen, dass ohne jenen relativen Verkürzungsgrad der Muskulatur, also ohne den dauernd von dieser auf den Inhalt der Leibeshöhle ausgeübten Druck, die Schnecke einem schlaffen Sacke zu vergleichen wäre, der irgendwelche zweckmäßige Bewegung auszuführen nicht imstande sein würde. Denn jede Muskelverkürzung bedarf eines Stützpunktes (e. g. eines Skeletts) sowie einer Kraft, die dem Muskel zum Antagonisten dient, soll anders eine Bewegung des ganzen Tieres erzielt werden. Jene beiden Funktionen liegen den Muskeln selbst ob, und zwar leisten sie diese eben durch ihr Vermögen, einen relativen Verkürzungszustand beibehalten, dadurch aber den Leibeshöhleninhalt unter Druck versetzen zu können. Ich brauche doch wohl nicht darauf hinzuweisen, wie oft turgeszente, an sich weiche Körper den Habitus und die Funktionen mehr oder weniger harter Gebilde anzunehmen imstande sind etc.

Sowenig wir bei unseren Versuchen Rücksicht nahmen auf eine bestimmte Last, oder auch nur auf ein bestimmtes Verhältnis zwischen Verkürzung und Belastung, sowenig existieren solche absolute Werte in der Natur: Legt man eine *Helix* in Wasser, so findet man, dass sie schon nach etwa 1—2 Stunden dick aufgeschwollen ist: Es ist Wasser in das Innere des Tieres gedrungen und hat daselbst total die Druckverhältnisse abgeändert. Diesen Versuch finden wir — wenn ich so sagen darf — in der Natur in großen quantitativen Varietäten vor: von Schwankungen der Feuchtigkeit, also etwa von großer Dürre, bei der die Schnecke einen bedeutenden Prozentsatz ihres Wassers verliert, bis zu dem nicht seltenen Falle, dass solch ein Tier ins Wasser fällt, ohne sich — eine Zeitlang wenigstens — retten zu können.

All diesen Druckdifferenzen wird sich die Muskulatur anzupassen haben. Und wir haben gesehen, dass das System I. Ordnung für sich dieser Anforderung zu genügen vermag: Übertriebene Belastung wird mit langsamem Tonusfall, Entlastung aber mit entsprechendem Anstieg beantwortet. Die Funktion des Pedalganglion ist, dieser Anpassung die notwendige Beschleunigung zu verleihen, und sie quantitativ zu regulieren: Bei geringer Druckzunahme passt sich die normal regulierte Muskulatur schneller und ergiebiger an, bei übertriebenem Eingriff verhindert das Zentrum zu weitgehende Dehnung der Muskeln: offenbar wird eine Mittelstellung eingenommen, die für Muskeln und Organe durchschnittlich ein Mindestmaß von Schädigung bedingt. Ganz entsprechend liegen die Dinge für die Anpassung an Entlastung: auch hier umgreifen die extremen Werte des normalen Tieres die wenig modifizierbaren Mittelwerte des Systems I. Ordnung.

Während dergestalt die Pedalganglien berufen sind, die Anpassung der Muskeln an Bedingungen zu regulieren, die für den ganzen Hautmuskelschlauch gelten, so haben wir auch schon den Mechanismus des Tonusausgleiches kennen gelernt, der dann einsetzt, wenn einzelne Teile der Muskulatur gewaltsam beeinflusst werden: Tonusverminderung in einem Teile des Tieres verursacht Tonusfall in dem anderen. Hierdurch kann ein großer Ausgleich erzielt werden.

II. Die Erregung.

Dass der Tonus bei der Lokomotion des Tieres wesentlich beteiligt ist, hörten wir schon. Seine Bedeutung reicht aber über diejenige eines Skeletts hinaus, wie folgende Betrachtung lehren mag:

Ich habe eingangs darauf hingewiesen, dass der Hautmuskelschlauch der Schnecke — gleich der Meduse — befähigt ist, lokomotorische Rhythmen auszuführen und zwar sind auch diese Rhythmen Funktion des Systems I. Ordnung. Denn wenn es auch Schnecken gibt, die nach Entfernung der Ganglien keinerlei Wellenbewegung mehr auszuführen imstande sind, so dürfte das doch kaum einem anderen Umstande zuzuschreiben sein, als der besonders geringen Leitfähigkeit ihrer Netze; ein Reflex kann seinen Weg über Bahnen (Ganglien) oder über die Netze nehmen, das lässt sich leicht zeigen; auf einen einfachen Reflex aber soll ja die Lokomotion zurückgeführt werden. Zur Begründung obiger Annahme (dass also das System I. Ordnung und nicht das Pedalganglion Sitz des Lokomotionsreflexes sei) mag hier die Tatsache genügen, dass z. B. viele *Limax*-Arten keiner Ganglien zur Ausführung der Fußperistaltik bedürfen. Diese Rhythmen unterscheiden sich dadurch von denjenigen der Meduse, dass sie nicht aus synchronen Kontraktionen, sondern in echter (Anti-)Peristaltik bestehen. D. h. aber: in gewissen, unter Umständen schwankenden Ab-

ständen kontrahiert sich die Muskulatur des Fußes, und es laufen die Kontraktionsphasen gleichförmig stets von hinten nach vorn, dergestalt, dass es auf der Kriechfläche des Fußes — der Sohle — zu den schon oben so benannten Wellen kommt. Wie diese Wellen durch Haften entsprechender Phasen an der Unterlage zur Lokomotion dienen können, ist leicht einzusehen.

Wenn diese Bewegung nun auf einen „einfachen" Reflex (im Gegensatze zur rätselhaften Tätigkeit eines „Zentrums") zurückgeführt werden soll, so muss gezeigt werden, warum die Muskulatur eine derartige schwankende Erregbarkeit aufweist, denn eine solche dürfte die einzige Erklärungsmöglichkeit für unsere Frage bieten. Hier gilt also das gleiche Problem wie bei jedem Rhythmus, ob dieser im Herzen, bei der Meduse, oder bei einer Kolbendampfmaschine stattfindet: das zeitweise Ausschalten eines Bewegungsfaktors, das temporäre Versetzen eines solchen ins „refraktäre Stadium"[1]).

v. Uexküll ist der erste gewesen, der für dieses refraktäre Stadium den Tonus verantwortlich gemacht hat. Die Erregbarkeit eines Muskels, sagt dieser Forscher, ist abhängig von seinem Tonus, dergestalt, dass beide Größen umgekehrt proportional zueinander sind. Ein Muskel mit niederem Tonus zieht die Erregung an, im Gegensatze zu dem, gegen jede Erregung abgeschlossenen Muskel mit hohem Tonus.

Diesen Satz beweist v. Uexküll[1]) vorab für den Schlangenstern, und zwar folgendermaßen: Entfernt man solch einem Tiere alle Arme bis auf einen, und durchtrennt den Nervenring an der Stelle, die diesem Arme gegenüberliegt, von ihm also durch die Mundscheibe geschieden ist, so wird der Arm stets dem Reizorte zuschlagen, solange er zur Mundscheibe radiär steht: Diejenige Muskelpartie kontrahiert sich, die am unmittelbarsten von der Erregung getroffen wird (vgl. Manubrium der Meduse). Ganz anders, wenn wir das Tier vertikal aufhängen, derartig, dass der Arm in der Ebene der Mundscheibe herabhängt, das obere der untersuchten (in der gleichen Ebene sich befindenden) Muskelbündel gedehnt, das untere aber verkürzt ist: Nunmehr wird, wo wir auch reizen, der Arm nach oben schlagen: der gedehnte Muskel zieht die Erregung an, der verkürzte ist refraktär.

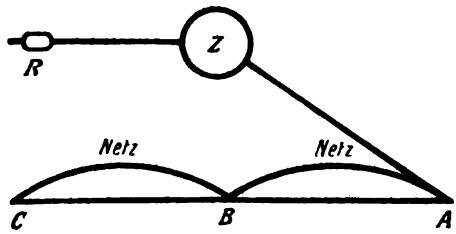
Unsere Aufgabe also ist, folgende Fragen zu beantworten: 1. Ist auch bei der Schnecke der Tonus für die Erregbarkeit maßgebend? 2. Kann auf Grund von Kenntnis der Gesetzmäßigkeit, die für die Erregung gilt, die Lokomotion erklärt werden. Wir

1) Refraktäres Stadium nicht im Sinne strenger Definition: es braucht sich nicht unbedingt um strenge Unerregbarkeit zu handeln.

2) v. Uexküll, Studien über den Tonus II. Die Bewegung der Schlangensterne. Zeitschr. Biol. Bd. 46.

werden diese letzte Frage vorläufig erschöpfend nicht behandeln, sondern lediglich deduktiv zeigen, dass eine solche Erklärung möglich ist. Aus dieser Deduktion werden wir das Recht nehmen, als zweites Objekt dieser Untersuchung die Erregbarkeit und ihre Regulierung durch die Ganglien zu wählen. Wir werden sehen, dass wir die Lösung des Rätsels normaler Lokomotion hierbei auch um ein Stück fördern können; wir wollen aber im Auge behalten, dass — vorläufig wenigstens — nicht dieses Rätsel selbst es ist, welches uns zu beschäftigen hat, sondern die Kenntnis der Gesetze, deren wir späterhin zur Analyse der Lokomotion bedürfen. Vornehmlich aber gilt es, die Tätigkeit des Gangliensystems zu ergründen, von dem die Lokomotion ja nicht unmittelbar abhängig ist.

Ist die Erregbarkeit auch bei der Schnecke abhängig vom Tonus? Wir belasten einen Schneckenmuskel niedrig (etwa mit 5 g) und bestimmen die Grenze seiner Erregbarkeit, d. h. den größtmöglichen Rollenabstand eines Induktionsapparates, bei dem der Muskel eben noch zur Verkürzung gebracht wird. Nun belasten wir, durch An-



Den Verhältnissen bei *Helix* entsprechend stellt das Schema die Innervation der Lokomotion so dar, dass der Impuls über das Pedalganglion geht. Nach unserer Annahme trifft die Erregung unmittelbar nur *AB*; mit welcher Strecke *BC* nur durch das Netz kommunisiert.

ziehen der Kurbel, den Muskel „hoch" (etwa 20 g) und finden, dass wir den Rollenabstand wesentlich vergrößern müssen, um jene Grenze zu erreichen.

Genügt dieser Versuch, um auch nur hypothetisch das lokomotorische Wellenspiel zu erklären? Wir wollen diese Frage an einem Schema untersuchen.

Wir denken uns den Schneckenfuß in zwei Abschnitte zerlegt und nehmen an, dass die Erregung den Teil *AB* unmittelbarer treffe als *BC*, so also, dass *AB* sich kontrahieren kann, während die, durch den größeren Leitungswiderstand nunmehr abgeschwächte Erregung in *BC* keine Reaktion hervorzurufen vermag. Durch die Kontraktion von *AB* wird das Blut aus den intramuskulären Lakunen in die Strecke *BC* gepresst (das ist eine Tatsache), hierdurch wird *BC* gedehnt, und die ursprünglich zu schwache Erregung genügt nunmehr auch *BC* zur Kontraktion zu veranlassen. Aber wie weit wird diese Kontraktion gehen? Darüber lehrt unser Versuch gar nichts: wir haben im zweiten Falle den Muskel neu (höher) belastet und erhalten daher, was die Ausschläge des Wagenzeigers an-

betrifft, inkommensurable Werte (vgl. das über Technik oben Gesagte). Wir haben von diesen Werten daher auch gar nicht gesprochen.

Zwei Möglichkeiten haben wir hier zu unterscheiden, je nach unserer hypothetischen Vorstellung vom Wesen des Tonus:

1. Der Tonus ist der mechanisch beibehaltene, rein muskuläre Verkürzungszustand, der durch Erregung erzeugt worden ist. Dann wird jedem Kontraktionszustande auch ein bestimmter Erregungsgrad entsprechen, der jenen eben zu erzeugen, nicht aber zu verändern vermag: *BC* wird sich zusammenziehen bis dieser Zustand erreicht ist: es kann dieser aber im besten Falle der Ausgangslage entsprechen. Dass dies nicht genügt, um die normale Lokomotion zu erklären, bei der energische Kontraktion (von *BC* nicht erreichbar) ausgiebiger Dehnung folgt (in *AB* wegen der mangelhaften Kontraktion von *BC* nicht zu erreichen), liegt auf der Hand: Nach einigem Hin- und Herschwanken vielleicht würde die gesamte Muskulatur in Kontraktion verharren, die am stärksten bei *A*, am schwächsten bei *C* wäre. Zur Erklärung der Lokomotion müssten wir ganz andere Gesetze heranziehen.

2. Ganz anders wird dieses Verhalten, wenn Tonus und Erregung dergestalt zweierlei sind, dass beispielsweise ein hochgradig auf Erregung hin kontrahierter Muskel arm an Tonus sein kann: Dann und nur dann wird *BC* imstande sein, nach vermindertem Tonus eine Arbeit zu leisten, deren Amplitude durch den Ausgangszustand nicht beschränkt ist. Es wird der gleichbleibende Reiz nicht nur genügen, diesen Zustand wieder herzustellen, sondern der Muskel wird sich über ihn hinaus zusammenziehen können, da ja der Tonus dauernd geringer, die Erregbarkeit daher dauernd größer ist als zu Beginn des fingierten Versuches. So wird Strecke *BC* die Strecke *AB* dehnen können, um dadurch dieser neuerlich das Übergewicht zu verleihen, so dass das Spiel von neuem beginnt, wenn ein Tonusausgleich den entsprechenden Erregungsphasen auf den Fuß folgt. Obwohl ich für diese letztere Annahme schon experimentelle Stützen habe, soll sie uns hier sowenig beschäftigen als die Frage, ob der Muskel mit geringerem Tonus die Erregung sozusagen vom „refraktären" Muskel wegsauge, so dass dieser der (an sich unwirksamen) Erregung vorübergehend gar nicht ausgesetzt ist.

Mit anderen Worten: Wenn wir die Lokomotion und ihre Regulierung durch das Zentralnervensystem als unsere eigentliche Aufgabe betrachten, wir aber Erregbarkeit zu unserem unmittelbaren Vorwurf erwählen wollen, so müssen wir zeigen, dass ein tonusärmerer Muskel mehr Arbeit leistet als ein tonusreicherer, und zwar auch von dem gemeinsamen Nullpunkte aus berechnet, an dem beide bei gleicher Belastung gleiche Länge aufweisen

(unserem „Ausgangspunkt"): denn nur unter dieser Bedingung kann die Erregbarkeit zur Erklärung der Lokomotion selbst herangezogen werden.

Um dieser Anforderung zu genügen, müssen wir zwei Muskeln mit verschiedenem Tonus, aber genau gleichem Verhältnisse zur Wage beobachten, damit wir sagen können: gleiche Last, also auch gleiche Länge: Wir werden am gleichen Muskel, dessen Verhältnis zur Wage konstant bleibt, die Arbeitsleistung (Zahl der Gramm, um die er sich belastet) bei mehr oder weniger hohem Tonus feststellen müssen. Diesen mehr oder weniger hohen Tonus können wir auf verschiedene Weise bedingen, natürlich nicht durch Belastung des Muskels, da hierbei die obige Bedingung nicht zu erfüllen wäre.

Hingegen leisten folgende Agentien gute Dienste: Wärme, Kokain, auf die Pedalganglien aufgepinselt, starke Reizung, die dem eigentlichen Versuche voraufgeht, vor allem aber: Belastung einer Tierhälfte, während die andere, mit ihr durch das Zentralnervensystem kommunizierend, dem eigentlichen Versuche dient („Halbtierversuche"). Bei „niederer Belastung" des registrierenden Muskels, bedingen alle diese Agentien einen Tonusfall, der sich an der Wage nur sehr wenig dokumentiert. Reize ich nun mit immer gleichen Einzelschlägen, so finde ich, dass nach dem Eingriffe der (gleiche) Muskel den Wagenzeiger auf eine größere Grammzahl treibt, als vorher: Also auch vom gleichen Nullpunkte an gerechnet, leistet der tonusärmere Muskel mehr Arbeit. Voraussetzung ist, dass das Tier seines Cerebralganglion beraubt ist, es ist gleichgültig, ob die Pedalganglien zugegen sind oder nicht, abgesehen vom „Halbtierversuch", bei dem sie ja die Verbindung zwischen beiden Teilen herstellen müssen.

Z. B. „Halbtierversuch" (ohne Cerebralganglion).

Reizung des registrierenden Teiles mit Einzelschlägen (Induktionsapparat).

Belasteter Teil	Registrierender Teil	
trägt	Einstellung	Erreicht nach Reizung
g	g	g
30	7	10,3
0	7,9	8

Damit ist der experimentelle Beweis erbracht, dass Strecke *BC* nach Dehnung dergestalt an Erregbarkeit gewinnt, dass sie sich bei gleichem Reize über ihren Ausgangszustand hinaus zusammenziehen kann. Damit ist aber auch die Möglichkeit gegeben, durch Erregbarkeitsdifferenzen die Lokomotion zu erklären, eine Möglichkeit, von der wir hingegen keinen unmittelbaren Gebrauch machen wollen. Sie soll es aber begründen, dass wir uns im folgenden dem

Studium der Erregbarkeit selbst zuwenden, d. h. also wiederum der Regulierung der Erregbarkeit durch die Ganglien.

Die Pedalganglien.

Bei Reflexerregung spielen die Pedalganglien die gleiche Rolle, wie nach Loeb das einzige Ganglion von Ciona: Das normale Tier weist größere Erregbarkeit auf als das ganglienlose. Diese Erscheinung ist jedoch zurückzuführen auf die geringere Leitfähigkeit peripherer Netze verglichen mit den zentralen Bahnen. Reizt man nämlich diese letzteren mit und ohne Pedalganglien, so erhält man stets gleiche Ausschläge, wenn wenigstens die Entfernung der Pedalganglien nicht zugleich den Tonus verändert, Peripherie und Zentrum also sich im „tonischen Gleichgewichte" befinden. Kurz, die Pedalganglien regulieren die Erregbarkeit nur insofern, als sie den Tonus zu beeinflussen vermögen, von dem ja seinerseits die Erregbarkeit abhängt. In der Tat bedingt schwache Kokainisierung der Pedalganglien, wie wir sahen, nicht nur Tonusfall, sondern auch gesteigerte Erregbarkeit, und es versteht sich fast von selbst, dass nach diesem Versuch, durch Exstirpation oder totale Lähmung des gleichen Zentrums, die Erregbarkeit fällt. Dieses letzte Resultat können wir auch erhalten, wenn wir durch Erregung der Ganglien den Tonus steigern (Kochsalzaufpinselung).

Das Cerebralganglion: Haben dergestalt die Pedalganglien keinen unmittelbaren Einfluss auf die Erregbarkeit, so können wir im Cerebralganglion recht eigentlich den Beherrscher von Lokomotion und Erregbarkeit erkennen. Stellt man die Grenze der Erregbarkeit (Minimaler, d. h. eben noch wirkender Strom, gemessen durch Rollenabstand) oder bei gleichbleibendem Reize die Ausschlagshöhe bei einem normalen Tiere fest, und entfernt dann das Cerebralganglion, so ergibt sich unmittelbar darauf nicht nur gesteigerte, sondern anfänglich auch zunehmende Erregbarkeit.

Z. B. 1. Erregbarkeit bei Reizung der Bahnen.

Normales Tier	Grenze der Erregkarbeit bei R. A.[1])				3,75 cm
Cerebralloses Tier	„	„	„	„	„ 5,25 cm

2. Arbeitsleistung bei Reflexerregung.

	Einstellung	Nach Stromschluss
	g	g
Normales Tier	2	3,6
Cerebralloses Tier	2	7,0

Alle Beispiele entstammen natürlich größeren Zahlenreihen, von denen ein Teil l. c. abgedruckt ist.

Es kann uns nicht mehr wundernehmen, dass das Cerebralgang-

1) Aus Opportunitätsgründen verstehe ich unter R. A. den Abstand des äußeren Randes der Primär- vom inneren Rande der Sekundärrolle. Ein Übergreifen beider Rollen findet also gar nicht statt.

lion, dadurch, dass es Erregbarkeit und Arbeitsleistung zu regulieren vermag, auch einen entscheidenden Einfluss auf die Lokomotion hat; und zwar handelt es sich — wie wir nach obigem ableiten können, um einen normalerweise hemmenden Einfluss.

Eine *Aplysia*, der man das Cerebralganglion exstirpiert hat, verfällt in dauernde lokomotorische Bewegungen, vor allem ihrer Schwimmorgane (Parapodien); eine Bewegung, die sie spontan zu inhibieren nicht imstande ist. Bei einseitiger Operation (Durchschneidung des Cerebropedalkonnektivs) resultieren ausgesprochene Kreisbewegungen um die normale Seite. So ist solch ein Tier vergleichbar einer Dampfmaschine mit stets geöffnetem Drosselventil, welche in der Ruhe durch eine Bremse am Laufen verhindert wird[1]). Dass dieser Einfluss auf die Erregbarkeit ein unmittelbarer ist, dass er nämlich ohne das Zwischenglied Tonus zustande kommt, geht aus der — uns schon bekannten — Unabhängigkeit dieses letzteren von jenem Zentrum hervor.

Wir haben also 2 Regulatoren der Erregbarkeit kennen gelernt, die an sich völlig unabhängig voneinander sind: Den Tonus (der dem Pedalganglion unterstellt ist) und das Cerebralganglion.

Wie arbeiten nun diese beiden Herrscher zusammen und wer hat die Suprematie?

Wir können in einem Schneckenfuße die Erregbarkeit derart steigern, dass nach neuerlicher Entlastung, trotz Exstirpation des Cerebralganglion, ein Rückgang der Erregbarkeit nachzuweisen ist.

Z. B. Normales Tier, Ausgangsbelastung 20 g, Grenze der Erregbarkeit bei R. A. 2,5 cm.

Gleiches Tier, ohne Cerebrale und auf 2,5 g entlastet, Grenze der Erregbarkeit bei R. A. 2,0 cm.

(Belastet man nun wieder mit 20 g, so ist bei R. A. 3 cm die Grenze noch nicht erreicht, d. h. aber, beide Regulatoren können ihre Wirkung summieren oder einander entgegensetzen.)

Andererseits sind alle jene milden Agentien, mit denen wir haben nachweisen können, dass der ganglien- oder doch cerebrallose Muskel nach Tonusminderung gesteigerte Erregbarkeit aufweist, auf die Arbeitsleistung (Ausschlagshöhe) des normalen Tieres ohne Einfluss. In der Wärme und in der Kälte belastet sich bei gleichem Reize der Muskel mit der gleichen Grammzahl, exstirpiert man das Cerebralganglion, so wird in der Wärme, wie wir ja sahen, der Ausschlag größer: Die Erregbarkeit (maximaler Rollenabstand) und die Steilheit der Kontraktionskurve aber nehmen in der Wärme auch beim Normalen zu. Es ist ganz eigentümlich, mit welcher Präzision das Cerebralganglion plötzlich an fast genau

1) Das Cerebralganglion hat außerdem große Bedeutung bei der Aufrichtung des auf der Seite liegenden Tieres. Doch will ich auf dies Verhalten hier nicht eingehen.

der nämlichen Stelle der schnellen Bewegung ein Ende macht, an der vorher — in der Kälte — die träge Kontraktion sistierte. Ja, nicht selten erhalten wir in der Wärme die kleineren Ausschläge, obwohl der Anlauf eine bedeutende Mehrleistung zu versprechen schien.

Ganz die nämlichen Ergebnisse liefern „Halbtierversuche“: Ob wir die eine Hälfte belasten oder nicht, solange wir dem Tiere das Cerebralganglion belassen, erhalten wir stets die gleichen Ausschläge.

Es wäre nun gänzlich verkehrt, wollte man annehmen, lediglich durch eine Abstufung zwischen dem Eingreifen beider Regulatoren sei es möglich, alle Reaktionen des Tieres zu verstehen. Sie hängen vielmehr in hohem Grade vom mehr oder weniger „aktiven“ Zustande des Cerebralganglion ab. Dieser Zustand ist — soweit sein Einfluss auf die ihm unterstellte Funktion in Frage kommt — vollständig analog den uns schon bekannten „Zuständen“ der Pedalganglien. Wieder haben wir die Erscheinung, dass geringe Lähmung (mäßige Dosis Kokain auf das Cerebrale aufgepinselt) die normale Funktion des Ganglion steigert, also die Erregbarkeit noch mehr herabsetzt als in der Norm. Absolute Lähmung hingegen (oder Exstirpation) vernichten jene Funktion, die Erregbarkeit (Arbeitsleistung) steigt; was aber das seltsamste ist: den gleichen Effekt erzielen wir, wenn wir das Cerebralganglion künstlich in „aktiven“ Zustand versetzen, d. h. wenn wir Kochsalzlösung auf das Ganglion aufpinseln. Auch dann steigt die Erregbarkeit, ja es ist wahrscheinlich, dass sie sogar über diejenige hinausgeht, die dem System I. Ordnung an sich zukommt (umgreifende Wirkung der Ganglien, vgl. oben den Tonus). Denn es handelt sich bei dem Versuche durchaus nicht um eine direkte Erregung vom Cerebralganglion aus: eine solche tritt unmittelbar auf, und muss der ursprünglichen Ruhe Platz gemacht haben, ehe wir unsere Versuche beginnen. Auch um eine Reizsummation im wortwörtlichen Sinne handelt es sich nicht, eine solche würden wir bei den, direkten Reizen wesentlich zugänglicheren Pedalganglien noch viel mehr erhalten müssen. Es nimmt aber im Gegenteil nach Bepinselung dieses Zentrums mit NaCl die Erregbarkeit ab.

Ist es uns auch noch nicht gelungen, ohne Hypothesen die Mechanik der Lokomotion zu erklären, handelt es sich doch um eine Aufgabe, die wir ausdrücklich erst späterhin in Angriff nehmen wollen, so scheint es doch, dass wir die Elemente dieser Mechanik kennen: Den Tonus (Blutdruck) und dessen Beherrschung der Erregbarkeit („refraktäres Stadium“). Andererseits — und das scheint mir das Wichtigere zu sein — konnten wir einen Einblick in die Regulation des lokomotorischen Apparates durch die Ganglien gewinnen:

Bei den Arten, deren Nervennetze hinreichend gut leiten (e. g. *Limax variegatus*) haben die Pedalganglien für die Lokomotion geringe Bedeutung: Das Wechselspiel zwischen Tonus und Erregung im System I. Ordnung vollzieht sich auch ohne ihre Anwesenheit, und mit der Annahme, dass diese Zentren den Gesamttonus in Schranken halten müssen, soll sich innerhalb der Muskulatur die feine Abstufung der Bewegungen entwickeln, deren eine Schnecke fähig ist, mit dieser Annahme dürfte alles gesagt sein. Jene Abstufung aber ist voll und ganz das Werk des Cerebralganglion, bedingt durch die Abstufungen seines aktiven Zustandes. Dieser aber wird zweifellos hervorgerufen durch die Hauptsinnesnerven, die in ihm münden. Und damit scheint mir ein Hinweis gegeben zu sein, auf die Möglichkeit, ein Problem eigentümlichen Reizes zu lösen: Dass bei Metazoen nicht Reflexe auf Tropismen, wie man glaubte, diese letzteren hingegen gerade auf Reflexe zurückzuführen seien, ist in der letzten Zeit oftmals hervorgehoben worden. Das Oberzentrum empfängt den betreffenden Reiz; wie kann nun aber solch ein Oberzentrum einen Reflex beeinflussen, dessen Bahn mit ihm gar nichts zu tun hat? Dass wir es nicht mit der reflexstörenden Funktion eines erregten Oberzentrums zu tun haben, von der z. B. Goltz spricht, sahen wir schon, da Erregung des Cerebralganglion ja den Reflex im Gegenteil steigert. Mir scheint, die experimentelle Analyse dieses Zusammenhangs ist uns gelungen; einen „Erklärungsversuch" werden wir weiter unten wagen. Wenn also z. B. Licht erregend auf das Cerebralganglion wirkt, so wird — gleich wie im Experiment, bei dem NaCl auf das Cerebrale aufgepinselt wurde — der normale, an sich zu schwache Reiz genügen, um das System I. Ordnung in Bewegung zu setzen. Dieser stets vorhandene Reiz wird im Schatten durch das Cerebralganglion hingegen wirkungslos gemacht: die Tiere kommen im Schatten zur Ruhe, sind „negativ heliotropisch", ohne also dass das Licht einen Reflex auszulösen vermöchte. Ich wiederhole, es sei dies der Hinweis auf eine Erklärungsmöglichkeit, nicht mehr, doch werde ich später auf die Frage zurückkommen.

Ich möchte auch in dieser Zusammenfassung nicht versäumen, auf die vierfache Wirkungsweise des Kokain hinzuweisen. Sicherlich handelt es sich bei der „schwachen Lähmung" nicht um eine voraufgehende erregende Wirkung, da jegliche Erregung auf die Zentren stets entgegengesetztes Verhalten der Muskeln bedingt. Ich glaube bestimmt sagen zu dürfen, dass folgende 4 Erscheinungen auf Eigenschaften der Zentren, nicht aber auf je nach Quantität variierende Eigenschaften des Kokains zurückzuführen sind: Auf die Pedalganglien wirken schwache Dosen erregbarkeitsteigernd (tonusvermindernd), starke hingegen erregbarkeitsvermindernd (tonussteigernd). Umgekehrt wirken auf das Cerebralganglion schwache

Dosen dergestalt, dass die Erregbarkeit fällt, starke, dass sie steigt, wobei der Tonus gar nicht beeinflusst wird.

Es erübrigt ein Versuch, die im obigen mitgeteilten Erscheinungen untereinander in kausale Beziehung zu bringen, sie zu „erklären". Wir sind fast auf Schritt und Tritt dem Begriffe „Hemmung" begegnet, und zwar sowohl einer „Hemmung" oder Verminderung des Tonus, als der Erregbarkeit. Unter Hemmung hat man nun eigentlich die Erscheinung zu verstehen, dass auf Reiz bestimmter Nerven (e. g. Herzvagus) ein vorher bestehender aktiver Zustand vermindert wird. Man hat versucht (Literatur vgl. Originalarbeiten) auch bei den Schnecken die dargetanen Hemmungserscheinungen in der Art zu erklären, wie man sich die Herzvaguswirkung vorstellte. Danach waren die Bahnen (oder Nerven) der Schnecken, soweit sie zentrifugal leiteten, aus hemmenden und erregenden Fasern zusammengesetzt; danach war ferner der Tonus nichts als der mechanisch vom Muskel beibehaltene, durch Erregung erzeugte, durch Hemmung zu lösende Verkürzungszustand des Muskels; auch die Erregung wurde nach dieser Annahme durch zentrifugale Hemmung vermindert und vernichtet.

Mir scheint, diese Annahmen lassen sich mit den gefundenen Tatsachen nicht in Einklang bringen: Vorab haben zentrifugale Hemmungsfasern sich nicht nachweisen lassen. Jeder Reiz einer Bahn oder eines Ganglion bedingt am Apparate messbare Verkürzung, bei beliebiger Reizintensität, und es ist doch nicht anzunehmen, dass bei einem System, dessen Hauptaufgabe Hemmung ist — wie wir sahen — die erregenden, nicht aber die hemmenden Fasern — vorherrschen.

Würden die Pedalganglien „Hemmungszentren" für den Tonus sein, so wäre nicht einzusehen, warum dessen schwache Lähmung Tonusfall, seine Reizung oder seine Entfernung aber Steigerung bedingen sollte. Vielleicht wird man sagen, das Kokain und das Kochsalz wirken nur auf das, sicher gleichfalls vorhandene erregende System der Pedalganglien. Gut. Aber dann muss unter Kokainwirkung auch das hemmende System dominieren, ja schließlich einzig übrig bleiben und Reizung der Pedalganglien unter Kokainwirkung müsste unbedingt Tonusfall zur Folge haben: Das Gegenteil ist der Fall; auch dann erhalten wir bei allen möglichen Variationen der Reizintensität und der Giftwirkung stets nichts oder Kontraktion.

Der „Halbtierversuch" würde nach der Theorie von zentrifugalen Hemmungsnerven sagen: hohe Belastung, also hoher Dehnungsgrad einer Hälfte bedingt einen Hemmungsreflex in der anderen.

Der Tonusversuch mit Hochbelastung würde dagegen sagen: Hoher Grad von Dehnung bedingt wenigstens im gleichen Muskel

einen Reflex, demzufolge der Verkürzungsgrad höher ist, als wenn wir durch Ganglienexstirpation den Reflex unmöglich gemacht haben.

Beide Resultate scheinen sich aber in etwa zu widersprechen: im besten Falle erhielten wir zwei komplizierte Mechanismen, deren Wirkung sich zum größten Teile gegenseitig annulieren würde.

Warum sollte sich ferner ein gedehnter Muskel über seine Ausgangslage, bei unverändertem Reize, zusammenziehen können? Mit der Ausgangslage hat er seinen alten „Tonus", der ja nichts ist als ein Verkürzungsgrad auf Erregung, erreicht und sollte doch refraktär sein. Tatsächlich lässt sich aber auch experimentell zeigen, dass Verkürzung auf Erregung und tonische Verkürzung wesensverschieden sind. Ganz analoge Verhältnisse haben wir ja auch für das Cerebralganglion und seine Beeinflussung der Lokomotion kennen gelernt: Gleiches Verhalten auf Reize hin, gleiches Verhalten gegenüber Giften, ein Verhalten, das uns zur gleichen Argumentation veranlasst. Belassen wir es bei dieser (nicht erschöpfenden) Argumentation; mir scheint, sie zwingt uns, davon abzusehen, die dargetanen Erscheinungen auf echte, d. h. zentrifugale Hemmung zurückzuführen. Wenn die Hemmung nicht durch eine zentrifugale Bewegung zustande kommt, muss sie in zentripetaler Richtung verlaufen, denn um eine Bewegung, um ein „Geschehen" handelt es sich unbedingt. Das klingt dem Wirbeltierphysiologen befremdlich. Man überlege aber folgendes: Wo wir durch Dehnung oder Vergiftung[1]) in einem Teile ein Minimum erzeugen, verursacht dieses in allen Nachbarteilen ebenfalls ein solches, und umgekehrt. Denken wir uns das Nervensystem unserer Objekte erfüllt mit einer uns wesensunbekannten Energie. Ihr statisches Potential in den motorischen Nervenenden etwa ist stets proportional dem Muskeltonus (es soll uns die Frage, wie das möglich sei, hier nicht beschäftigen). Wahrscheinlich auf reflektorischem Wege erzeugt, würde dieses Potential stets ein zu hohes sein, stünde das System I. Ordnung nicht mit dem Pedalganglion in Verbindung, das stets ein minderes Potential aufweist. Unsere Energie aber folgt dem für alle leitbaren Energien gültigen Gesetz vom Ausgleiche, auf Grund dessen also stets Energie nach den Pedalganglien abfließt, entsprechend den experimentell dargetanen Erscheinungen. Den (bipolaren) Ausgleich beweisen also die Versuche, bei denen wir im Zentrum künstlich das Potential veränderten: Verminderten wir es, so erfolgte ein stärkerer Ausgleich (Tonusfall); vermehrten wir es, oder entfernten (lähmten) wir das Zentrum, so konnte nur geringerer, oder gar kein Ausgleich erfolgen: der Tonus stieg.

Mir scheint, nach diesem Gesetze würden sich alle uns be-

1) Wir können im „Halbtier"tonusversuch die eine Seite, anstatt sie zu belasten, schwach kokainisieren, mit gleichem Resultat.

kannten Erscheinungen des Tonus leicht erklären lassen, oder richtiger: gilt das Gesetz, so muss sich der Schneckenmuskel derart verhalten, wie die Versuche es gezeigt haben: Dass bei Belastung der normale Muskel schneller an Tonus einbüßt als der ganglienlose, das braucht nach obigem nicht erklärt zu werden. Nun aber — nämlich nach Hochbelastung — kommt der Punkt, an dem Zentrum und Peripherie in „tonischem Gleichgewichte" sich befinden. Das wird dasjenige Stadium sein, in dem normales und ganglienloses Tier gleichschnell sich entlasten und in dem Exstirpation der Pedalganglien auf den Tonus keinen Einfluss hat. Als drittes Stadium muss ein, dem Ursprünglichen umgekehrtes Verhältnis eintreten: die Peripherie hat das geringere Potential, wird also nach dem Ausgleichsgesetze von den Zentren gespeist, stellt sich daher höher ein als das System I. Ordnung und verliert rapid an Tonus, wenn wir nun die Pedalganglien exstirpieren. Die Verhältnisse, die wir bei Entlastung eines vorher belasteten Muskels fanden, sind genau die gleichen, es hieße den Raum einer Zeitschrift missbrauchen, wollte man diese, oder gar die „Halbtier"versuche im einzelnen erklären.

Ganz analoge Verhältnisse ergeben sich für die Funktionen des Cerebralganglion, die wir vorab ganz unabhängig vom Tonus betrachten wollen.

Von den Rezeptoren des Systems I. Ordnung geht dauernd Erregung aus, welche gleich dem Tonus dem Gesetze vom Ausgleiche gehorcht, mit dem Unterschiede, dass Erregung nicht die statische, sondern die dynamische Form einer uns unbekannten Energie ist. Stets von den gleichen Organen (den Rezeptoren) ausgehend, läuft sie auch innerhalb derselben Bahn stets nur in einer Richtung. Einen bipolaren Ausgleich — gleich dem Tonus — braucht daher diese Energieform nicht zu haben; weder zwingen uns Experimente, noch Argumente zur Annahme eines bipolaren Ausgleiches: Das Ausgleichsgesetz imponiert also hier als ein Gesetz „loci minoris resistentiae" (größtes Gefälle), weil für die Erregung die Bewegung als gegeben gilt, und nur die Richtung erklärt zu werden braucht. Dass dieses Gesetz im Prinzip gleich dem Ausgleichsgesetze ist, dürfte einleuchtend sein, besonders wenn man das Gesagte auf andere Energiearten überträgt: Die Gesetze des Tonus sind vergleichbar denjenigen, die man etwa an verschiedenen elektrischen Konduktoren, mit verschiedenem Potential, die untereinander leitend verbunden sind, würde beobachten können. Hingegen sind diejenigen Vorgänge der Erregung analog, die in komplizierten Stromleitungen stattfinden. Denn — auf unser Objekt zurückkommend — der Strom, der in System I. Ordnung kreist, geht, wenn das Gefälle nach den motorischen Nervenenden geringer ist als nach dem Zentrum (Cerebralganglion), zu diesem, um daselbst vernichtet zu

werden. Das Gefälle zwischen Peripherie und Cerebralganglion ist abhängig von seinem „Potential", wobei ich jedoch bemerke, dass ich nicht weiß, in welchem Verhältnis dieses zum „tonischen Potential" steht. Sicher ist, dass es den gleichen Gesetzen gehorcht: Es lässt sich durch schwache Kokainisierung vermindern, dann ist das Gefälle zum Zentrum größer und es geht dem System I. Ordnung noch mehr Erregung verloren, daher geringere Reaktion; umgekehrt, wenn wir durch Kochsalz das Potential steigern (Hypothese von den Tropismen) oder durch Entfernung oder Lähmung des Ganglion, verhindern, dass dorthin überhaupt Energie abfließt.

Man sieht, eine Reihe von Fragen sind in dieser Hypothese offen gelassen; neben der Energievernichtung, vornehmlich das Verhalten zwischen tonischem Potential und Erregung in Zentrum und Peripherie. Es wäre auch kaum schwer gewesen, hierfür Erklärungsmöglichkeiten zu erdenken, allein es handelt sich hier um Fragen, die dem Experimente noch zugänglich sind, darum bitte ich, in einer späteren Untersuchung dieses zu Worte kommen lassen zu dürfen, ehe wir ans „Erklären" gehen. Ich glaube dies mit um so größerer Zuversicht sagen zu können, als ich schon jetzt über Befunde verfüge, die über den Weg dieser Untersuchung kaum mehr einen Zweifel lassen: Befunde, die sich auf die Beeinflussung des Tonus durch Erregung und des Zustandes im Cerebral- durch das Pedalganglion beziehen.

Derartige Gesetze haben sich nicht nur für Schnecken aufstellen lassen. v. Uexküll hat, teilweise vor mir, ähnliches an Echinodermen und Würmern gefunden. Ihm gebührt die Priorität für das Ausgleichsgesetz im Nervensystem niederer Tiere. Und wenn ich hervorhebe, dass ich unabhängig zu ähnlichen Anschauungen (vor Publikation seiner Arbeit über Seeigel)[1]) gekommen bin, wenn ich bei allen oben mitgeteilten Untersuchungen und Überlegungen möglichst ohne Berücksichtigung der Resultate des verdienten Forschers vorgegangen bin, so geschah das gewiss nicht, um ihm von dieser Priorität auch nur ein Atom streitig zu machen: Wenn aber zwei Beobachter unabhängig voneinander durch die Tatsachen gezwungen worden sind, derartige, von den bisher verbreiteten, abweichende Anschauungen zu gewinnen, so wird man ihnen doch keine Voreingenommenheit vorwerfen, am wenigsten aber die Übereinstimmung dem Zufalle zuschreiben können.

Zürich, Januar 1906.

---

1) v. Uexküll. Die Physiologie des Seeigelstachels. Zeitschr. Biol., Bd. 39, 1900. p. 73—112.

O. D. Chwolson. Lehrbuch der Physik.

3. Bd. Die Lehre von der Wärme. Übersetzt von O. Berg. Gr. 8. XI und 988 Seiten. Mit 259 eingedruckten Abbildungen. Braunschweig. Vieweg und Sohn. 1905.

Der dritte Band des Chwolson'schen Lehrbuchs ist von einem anderen Übersetzer verdeutscht worden als die beiden früher angezeigten Bände (vgl. Ctbl. XXIII, 544; XXIV, 639), konnte aber trotzdem erst nach Verlauf eines längeren Zeitraumes veröffentlicht werden, da der Verf. den Text einer eingehenden Umarbeitung (gegen die erste russische Ausgabe) unterworfen hat. Ich will nicht wiederholen, was ich zur Kennzeichnung dieses Werkes bei Besprechung der früheren Bände gesagt haben. Ich hebe nur hervor, dass gerade die Wärmelehre hervorragende Bedeutung für den Biologen, insbesondere den Physiologen hat, und dass die gründliche und dabei klare Darstellung, welche die neuesten Fortschritte der Physik in experimenteller wie theoretischer Beziehung voll berücksichtigt, dem Belehrung suchenden Physiologen sehr willkommen sein muss. Ganz besonders das achte Kapitel „Grundlagen der Thermodynamik" und das 14. Kapitel „Gleichgewicht sich berührender Körper. Phasenregel. Lösungen", in welchem die für die Biologie so wichtigen Erscheinungen der Kryoskopie, des osmotischen Drucks, der Diffusion u. s. w. abgehandelt werden, können durch ihre eingehende Behandlung der theoretischen Grundlage dieser neuen Gebiete der physikalischen Forschung jedem willkommen sein, welcher auf ihnen zu arbeiten hat. Das Studium des Werkes ist nicht eben leicht, zumal die Kenntnis der elementaren Physik und eine gewisse Kenntnis der höheren Mathematik vorausgesetzt wird; die darauf verwendete Mühe wird aber reichlich belohnt durch den Gewinn reiferer und klarerer Einsicht in schwierige Fragen der theoretischen Physik. J. R.

H. Boruttau. Die Elektrizität in der Medizin und Biologie.

Eine zusammenfassende Darstellung für Mediziner, Naturforscher und Techniker. Gr. 8. XI u. 194 Seiten. Wiesbaden. J. F. Bergmann. 1906.

Die Elektrizitätslehre hat für die Medizin und die Biologie im allgemeinen eine so hervorragende Bedeutung gewonnen, dass ihre gesonderte, für die Vertreter dieser Gebiete berechnete Darstellung gewiss berechtigt ist. Ich glaube aber, dass Herr B. besser getan hätte, die Aufgabe, die er sich gestellt hat, etwas enger zu begrenzen. Den Technikern gewährt das Buch höchstens einen ungefähren Einblick in die Aufgaben, welche die Verwendung elektrischer Apparate in der Medizin und Biologie an sie stellen, sonst aber werden sie von den Gesetzen der elektrischen Erscheinungen wohl etwas mehr wissen, als sie aus dem Buche lernen können. Für die Mediziner und Biologen dagegen ist die Darstellung der Grundlehren der Elektrizität zu kurz und zu fragmentarisch geraten, als dass sie aus ihnen wirklich ein wissen-

schaftliches Verstehen dieser Grundlehren schöpfen könnten. Eine ausführlicher und mehr didaktisch durchgearbeitete Darstellung hätte dem Zweck sicherlich besser entsprochen. Sie wäre dem Buche zugute gekommen, wenn auch sein Umfang dadurch ein größerer geworden wäre. Gerade weil die in Betracht kommenden Leser infolge ihrer Vorbildung weder Verständnis für mathematische Ableitungen noch gut entwickeltes Anschauungsvermögen für die Auffassung verwickelter Vorgänge mitbringen, ist es notwendig, ihnen durch nicht zu knappe, präzise und klare Darstellung zu Hilfe zu kommen. Das ist keine leichte Aufgabe, aber sie hat für denjenigen, der ihr gewachsen ist, auch ihren Reiz. J. R.

Czapek, F. Biochemie der Pflanzen.

II. Bd. Gr. 8. XII u. 1026 S. Jena, Gustav Fischer, 1905.

Der vorliegende Band bildet mit 1026 Seiten (einschließlich ausführlicher Register) den Beschluss des Werkes, das in jeder Hinsicht als ebenso verdienstvoll wie mühevoll bezeichnet werden muss. Wenn Czapek im Vorwort meint, „dass es für den einzelnen fast ausgeschlossen ist, das hier gesteckte Ziel in befriedigender Weise zu erreichen", so darf ihm die Kritik getrost zugestehen, dass er ein großes und schwieriges Unternehmen in nahezu vollendeter Weise durchgeführt hat. Bei der sich von Jahr zu Jahr steigernden Anhäufung wissenschaftlichen Materials ist ein Handbuch wie dieses von unschätzbarem Wert; und das gerade in der Biochemie, welche doch, den mehr und mehr zurückgedrängten gegnerischen Meinungen zum Trotz, als der Kern und Grundstock aller Lebenserscheinungen angesehen werden muss, und zugleich als der einzige Weg, von dem aus wir vielleicht zu einer wissenschaftlichen Lösung der Lebensrätsel gelangen können.

In der Einteilung des Stoffes wechseln chemische und physiologische Gesichtspunkte miteinander ab, doch in einer Weise, wie sie geboten war im Interesse der Übersichtlichkeit für den Physiologen. Der Band beginnt mit der allgemeinen und speziellen Biochemie der Eiweißkörper, denen sich die stickstoffhaltigen Endprodukte anschließen. Darauf folgt die Darstellung der Sauerstoffresorption (Atmung, Gärung u. s. w.), weiter das Vorkommen zyklischer und azyklischer stickstofffreier Endprodukte, und die Rolle der Mineralstoffe im pflanzlichen Stoffwechsel. Den Schluss bildet ein Kapitel über chemische Reizwirkungen.

Aus der Darlegung des Bekannten ergibt sich der Ausblick auf noch Unbekanntes; so dient das Werk gleichzeitig als Anregung und als Grundlage zu weiteren Forschungen.

Hugo Fischer (Berlin).

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVI. Bd. **15. März 1906.** **№ 6.**

Inhalt: Loew, Bemerkungen zu W. Burck's Abhandlung über die Mutation als Ursache der Kleistogamie (Fortsetzung). — W. Biedermann: Die Schillerfarben bei Insekten und Vögeln. — Kaserer, Über die Oxydation des Wasserstoffes und des Methans durch Mikroorganismen. — Müller-Pouillets Lehrbuch der Physik und Meteorologie.

Bemerkungen zu W. Burck's Abhandlung über die Mutation als Ursache der Kleistogamie.

Von E. Loew.

(Fortsetzung.)

Eine weitere Analogie zu den von Burck angeführten Fällen von Araceen (*Homalomena*) mit stets verschlossener Spatha, bei denen die Bestäubung der Blüten trotzdem zustande kommt, bietet ein von H. G. Hubbard[1]) der Blüteneinrichtung nach beschriebenes, aber sonst unbekanntes *Philodendron*, in dessen geschlossene Spatha Pärchen einer Nitidulide (*Macrostola*) der Begattung und Brutversorgung wegen eindringen; die sich entwickelnden Larven leben von dem Pollen der inzwischen herangereiften, männlichen Blüten; der entwickelte Käfer verlässt dann, mit Pollen beschmiert, die schließlich faulenden Blütenstände und dringt in eine frische, geschlossene Spatha ein, wobei er die stark protogynen, weiblichen Blüten bestäuben muss[2]).

1) Insect fertilization of an Aroid plant. Insect Life Vol. VII (1895), p. 340.

2) Die in dieser Schilderung bedenklich auffallenden Lücken habe ich in meiner Bearbeitung von Knuth's Blütenbiolog. Handbuch III, 1 (1904), S. 90 ausdrücklich hervorgehoben.

Jedenfalls hätte die längst bekannte Blüteneinrichtung von *Ficus*, deren Rezeptakeln bei manchen Arten[1]) an der Mündung durch die Ostiolarschuppen so dicht verschlossen werden, dass die den Pollen übertragenden, weiblichen Gallwespen nur unter Verlust ihrer Flügel einzudringen vermögen, von Burck berücksichtigt werden müssen, wenn er annimmt, dass Blütenverschluss immer Kleistogamie, d. h. Selbstbestäubung bei verschlossen Türen bedingt. Denn erstens gibt es für gewisse Bestäuber keine verschlossenen Türen, und zweitens sind geschlossene Blüten nicht notwendigerweise autogam!

Als Beispiel einer geschlossenblütigen Pflanze ist endlich die von älteren, nordamerikanischen Forschern, wie Beal, Asa Gray mehrfach erwähnte *Gentiana Andrewsii* anzuführen, deren Blüten sich nach dem übereinstimmenden Zeugnis neuerer Beobachter wie Ch. Robertson[2]) und R. J. Webb[3]) niemals öffnen, Nektarsekretion besitzen und von Hummeln bestäubt werden, die die übereinandergefalteten Lappen der Krone auseinander biegen, um den Honig zu gewinnen und dabei wegen der Blütenkonstruktion Xenogamie herbeiführen müssen, sobald sie das Verfahren an mehreren Blüten hintereinander wiederholen. Robertson (a. a. O.) bringt diese Gewohnheit der Bestäuber mit den Blumeneinbruchsgewohnheiten gewisser *Bombus*-Arten in Zusammenhang und meint, dass, wenn eine Blüte den Honig zu früh absondert, es von Vorteil sein könne, unnütze Gäste durch Blütenverschluss abzuhalten und nur geeignete Besucher zuzulassen.

Wenn letztere Vorstellung auch als unbeweisbar keine Geltung haben kann, bleibt doch die Tatsache bestehen, dass die Blüte von *Gentiana Andrewsii* — wenigstens unter Umständen — auf allogamem Wege bestäubt und befruchtet wird, obgleich ihre Krone gewissen Bestäubern gegenüber ebenso verschlossen bleibt, wie es für die geschlossenblütigen, aber trotzdem bastardbildenden Arten von *Nidularium* durch Ule gezeigt worden ist.

In allen diesen eben aufgezählten Fällen liegen also Blüteneinrichtungen ganz ähnlicher Art vor, wie sie Burck für *Myrmecodia tuberosa* und gewisse Anonaceen, Araceen u. s. w. beschrieben hat; beide Blüten besitzen die gleiche Art des Blütenverschlusses, ähnliche Allogamie und erst nachträglich eintretende Selbstbestäubung, sowie den gleichen Mangel eigentlicher Hemmungsbildungen. Allerdings sind in den von Burck aufgefundenen Fällen die zugehörigen Bestäuber bisher unbekannt geblieben. Trotzdem liegt

1) Vgl. D. Cunningham. On the phenomena of fertilization in *Ficus Roxburghii*. Calcutta 1889. Von mir ausführlich in Knuth's Handbuch (a. a. O. S. 236—238) besprochen.

2) Transact. St. Louis Acad. Science V (1888—1891), p. 577—578.

3) Americ. Naturalist XXXII (1898), p. 265.

der Verdacht möglicher Fremdbestäubung auch bei ihnen vor. So beschreibt Forbes[1]) die Blüten von *Myrmecodia tuberosa* als so locker geschlossen, dass sie sich bei Berührung öffnen. Auch sind bei manchen Anonaceen die Eingangstore, die an der Basis der inneren Kronblätter zum Andröceum und Gynäceum führen, vielleicht für Käferarten zugänglich, die die äußeren, dicht über den basalen Löchern liegenden Kronblätter zu durchbeißen vermögen. Endlich sind tatsächlich Käfer als Bestäuber von südamerikanischen Anonaceen, wie z. B. *Anona Malmeana* R. E. Fr. durch Malme[2]) nachgewiesen. Diese Andeutungen mahnen mindestens zur Vorsicht, solche geschlossenen Blüten nicht ohne weiteres als für ausschließliche Selbstbestäubung eingerichtet zu betrachten.

Da Ule[3]) für die von ihm bei *Purpurella* und bei Bromeliaceen gefundenen Blüten den Namen kleistopetal vorgeschlagen hat, der geschlossene Blüten mit allogamer Einrichtung bezeichnen soll, habe ich keinen Anstand genommen, diese Bezeichnung auf die ganze Gruppe von konstant geschlossenen Blüteneinrichtungen anzuwenden, bei denen

1. die Blütenorgane nicht durch deutliche Hemmungsbildungen getroffen sind;

2. die Selbstbestäubung nicht frühzeitig und zwangsmäßig, sondern erst nachträglich — bei den Anonaceen beim Welken und Abfallen der Krone, bei der protandrischen *Myrmecodia tuberosa* durch sekundäres Vorüberstreifen der Antheren an den Narben — eintritt;

3. deutliche Merkmale von allogamer Einrichtung, wie Nektarabsonderung, Dichogamie, weiter Abstand zwischen Narbe und Antheren u. dgl. vorhanden sind, so dass in einer Reihe von Fällen wie bei Bromeliaceen, *Purpurella*, *Gentiana Andrewsii*, ferner in ausgedehntem Umfange bei Arten von *Ficus* auch tatsächlich Fremdbestäubung der für gewisse Bestäuber geschlossenen, für andere aber zugänglichen Blüte vollzogen wird;

4. die chasmogame Nebenform fehlt, so dass der Blütenverschluss zum Artcharakter gehört.

Auf den nicht glücklich gewählten Namen Kleistopetalie[4]) kommt wenig an, viel aber auf die dadurch zum Ausdruck gebrachte und auch von Burck selbst hervorgehobene Unterscheidung zwischen zwei im Blütenverschluss zwar äußerlich über-

1) A Naturalist's Wanderings in the Eastern Archipelago, p. 80—81.

2) Nach Rob. E. Fries: Die Anonaceen der zweiten Regnell'schen Reise. Arkiv för Botanik. Stockholm. Bd. 4, Nr. 19 (1905), p. 15—16.

3) Berichte Deutsch. Botan. Gesellsch. XIV (1896), S. 163.

4) Vielleicht ließe sich Kleistanthie dafür setzen, da diese Bezeichnung auf Formen wie *Homalomena*, *Leersia*, *Gerbera Anandria*, *Ficus* u. a. besser passt als der von den Kronblättern hergenommene Ausdruck Kleistopetalie.

einstimmenden, aber in ihren sonstigen Einrichtungen und in ihrem ökologischen Wesen grundverschiedenen Pflanzengruppen. Burck hält nach These 1 seiner Abhandlung daran fest, als kleistogame Pflanzen solche zu bezeichnen, „deren Blüten alle oder zum Teil den Insekten und dem Wind verschlossen sind, so dass sie sich nur selbst bestäuben können." Wenn also eine geschlossene Blüte eines bastardbildenden *Nidularium* tatsächlich auf allogamen Wege durch Hummeln oder Kolibris bestäubt wird, dürfte sie Burck nach seiner Erklärung nicht als kleistogam gelten lassen, obgleich sie im übrigen die größte ökologische Übereinstimmung mit den von ihm selbst als kleistogam beschriebenen Blüteneinrichtungen von *Myrmecodia* u. a. aufweist. Freilich sind bei diesen letzteren die Bestäuber bisher nicht beobachtet; auch ist nicht tatsächlich Fremdbestäubung, sondern nur spät eintretende Autogamie wahrgenommen worden. Aber da auch deutliche Einrichtungen für Allogamie nicht zu leugnen sind, hätte bewiesen werden müssen, dass die geschlossen bleibenden Anonaceen- und *Myrmecodia*-Blüten unter allen Umständen nur mit eigenem Pollen fruchtbar, für den Pollen aller anderen Individuen gleicher Spezies jedoch steril sind. Solange Burck diesen Beweis durch direkte Bestäubungsversuche nicht erbringt, muss ich bei meiner bisherigen, in dem blütenbiologischen Handbuch von Knuth (III, 1 u. 2) durchgeführten Auffassung stehen bleiben; nur auf jenem Wege ließe sich meiner Ansicht nach die Veranlagung der kleistopetalen Blüten zu ausschließlicher Selbstbestäubung nachweisen!

Das gegenseitige Verhältnis der offenen und der geschlossenen Blüte bei den echt kleistogamen Pflanzen.

Betrachten wir jetzt die Beziehungen der chasmogamen Blüte zur kleistogamen. Erstere wird von Burck wegen ihrer häufig zu beobachtenden Sterilität als ökologisch ziemlich bedeutungslos hingestellt, während er andererseits zu beweisen sucht, dass „nur eine selbstbefruchtete, chasmogame Pflanze kleistogam werden" konnte. Schon in diesen Annahmen liegen mancherlei Widersprüche. Bei vollkommener Sterilität der chasmogamen Blüten konnte die betreffende Pflanze überhaupt nicht zu kleistogamen Blüten gelangen, wenn sie solche nicht von vornherein in ihrer ersten Urgeneration schon besaß, da sie ja aus den chasmogamen Blüten keine Samen zu bilden vermochte. Nimmt man umgekehrt ausreichende Fruchtbarkeit der ursprünglichen, nur chasmogam blühenden Pflanze an, konnte diese dann ohne die Hilfe der kleistogamen Blütenform viele Generationen hindurch reichlich genug Samen produzieren, so dass wieder wie auch bei der vorigen Annahme der eigentliche, ökologische Grund des Kleistogamwerdens unerklärt bleibt. Etwas plausibler wird die Sache, wenn wir von vornherein

für die ursprünglich nur offenblütige Pflanze sowohl autogenetische Fortpflanzung durch Selbstbestäubung als heterogenetische durch Fremdbestäubung — also einen ähnlichen, von äußeren Lebensbedingungen abhängigen Wechsel der Fortpflanzungsart annehmen, wie er tatsächlich bei zahlreichen, jetzt lebenden Pflanzenarten beobachtet wird. Aus diesem Zustande heraus konnte sich dann durch den Einfluss äußerer Faktoren vielleicht eine vorwiegend oder ausschließlich allogam eingerichtete, offene Blütenform und daneben eine ausschließlich autogame, geschlossene Form auf gleichem Stock herausbilden; eine Analogie dazu bieten die auf getrennten Stöcken allogam und autogam eingerichteten Pflanzen, bei denen es aber wie bei *Viola tricolor* mit der Nebenform *arvensis* nicht zur Kleistogamie kommt, weil die ausschließlich autogam eingerichtete Blüte die kleistogame Form vollkommen ersetzt. — Aber absolut zwingend ist auch diese Voraussetzung nicht! Man könnte z. B. den phylogenetischen Ursprung der beiden Formen in eine Urzwitterpflanze mit geschlossenen oder nur periodisch sich öffnenden Blüten, sowie mit frühzeitig und zugleich empfängnisreifen Bestäubungsorganen verlegen, aus der sich dann eine offene, allogame Form durch ungleichzeitiges Reifen der Antheren bezw. der Narben in ähnlicher Weise herausdifferenziert hätte, wie die männlichen und weiblichen Blüten zahlreicher Angiospermen aus einer ursprünglichen Zwitteranlage, während die geschlossene und streng autogame Zwitterblüte ebenfalls erhalten blieb. Es wäre dann die kleistogame Blüte die phylogenetisch ältere Form und die mit progressiven Merkmalen ausgestattete, chasmogame die jüngere, wobei sich das entwickelungsgeschichtliche Vorangehen der geschlossenen vor der offenen Blüte als weiteres Beweisstück heranziehen lässt.

Gewonnen wird in unserem Fall durch solche hypothetischen Vorstellungen nur wenig, auch wenn man dabei etwa mit der Annahme von gesonderten Vererbungsanlagen, mit dem Merkmalpaar: chasmogam-kleistogam, dem Spaltungsgesetz Mendel's und der Prävalenzregel operieren wollte, deren Gültigkeit für den vorliegenden Fall doch erst versuchsmäßig bewiesen werden müsste! Burck lässt sich auf eine so schwierige Untersuchung auch gar nicht ein, sondern wägt nur die Vorteile der chasmogamen und kleistogamen Blüteneinrichtung gegeneinander — doch nicht einmal mit ausreichender Objektivität — ab. Es zeigt sich dies besonders in seinen beiden Behauptungen, dass „Pflanzen, welche einen Vorteil aus der Kreuzung ziehen können, keine kleistogamen Pflanzen werden können", und dass „umgekehrt eine Kreuzung den Nachkommen kleistogamer Pflanzen keinen Vorteil bringt". Legitime Kreuzung zieht immer, sofern sie von Befruchtungserfolg begleitet ist, heterogenetische Nachkommenschaft nach sich und muss daher

im physiologischen Sinne für die chasmogamen Blüten einer im Blütenschluss veränderlichen Pflanze genau die gleiche Wirkung und Bedeutung haben wie für die offenen Blüten einer nur chasmogam blühenden Pflanze, da in beiden Fällen heterogenetisch erzeugte Nachkommen entstehen müssen. Auch können sich legitime Kreuzung und reine Selbstbestäubung als gegensätzlich niemals physiologisch vertreten, ebensowenig wie die Funktion einer weiblichen Blüte durch die einer männlichen ersetzt werden kann. Die Frage, ob die aus einer legitimen Kreuzung hervorgegangenen Nachkommen den aus Inzucht unter fortgesetzter Selbstbestäubung entstandenen Abkömmlingen in gewissen Eigenschaften wie Wuchskraft, sexueller Stärke u. dgl. voranstehen, wie dies aus den Züchtungsergebnissen Darwin's in einer Reihe von Fällen, aber durchaus nicht in allen, hervorgeht, hat nur Bedeutung, sobald es sich um größere oder kleinere Chancen der Erhaltungsfähigkeit einzelner Formen im Kampfe um das Dasein handelt. Und da zeigt gerade bei den chasmogam-kleistogam blühenden Pflanzen eine einfache Vergleichung, dass die chasmogame Blüten- und Bestäubungseinrichtung mindestens in gleichem Grade durch sehr zahlreiche Generationen hindurch ebenso wie die kleistogame, sich erhalten hat, so dass von einem Unterliegen oder Ausgemerztwerden der ersteren Form, trotz der in ihrer Natur begründeten, schwächeren Fruchtbarkeit[1]) durchaus nicht die Rede sein kann.

Burck verkennt völlig die physiologische Ähnlichkeit zwischen einer ausschließlich sich selbst bestäubenden, offenen und einer ebensolchen geschlossenen Blüte, die beide autogenetischen und also hinsichtlich der Art der Vererbung gleichwertigen Samen liefern; ebenso übersieht er den großen Abstand, der die geschlossene Blütenform von einer offenen, aber zugleich allogam und autogam eingerichteten Blüte trennt. Letztere produziert, wenn sie überhaupt normalen Lebensbedingungen unterliegt und dann ihrer Bestäubungseinrichtung entsprechend legitim gekreuzt und befruchtet wird, stets auch eine mehr oder weniger große Zahl von heterogenetischen Nachkommen, die in ihren Eigenschaften gewisse, wenn auch äußerlich nicht sofort erkennbare Unterschiede gegenüber dem autogenetisch entstandenen Nachwuchs besitzen. Für das Leben der Einzelart unter natürlichen Lebensbedingungen kann der heterogenetische Weg der Fortpflanzung ökologisch vorteilhafter sein, als der autogenetische oder auch umgekehrt — daher ja der

1) Die Fruchtbarkeit der allogamen Form ist im allgemeinen deshalb schwächer als die der rein autogamen, weil das Eintreten von Bestäubung und Befruchtung bei ihr unsicherer ist, als bei rein autogamer Blüteneinrichtung; andererseits kann sie, wenn wirklich Bestäubung und Befruchtung erfolgt, größere Samen und kräftigere Nachkommen liefern, als die ausschließlich autogam bestäubte Blüte, obgleich auch dies nicht in allen Fällen zutrifft.

außerordentliche Wechsel und das vielfache Ineinanderfließen der Bestäubungseinrichtungen bei den verschiedenen Arten der Blütenpflanzen! Aber wir dürfen, ohne den Tatsachen ins Gesicht zu schlagen und trotz Darwin's gegenteiliger Versicherung, nicht ein Gesetz formulieren, nach welchem eine den Blütenpflanzen von ihren Uranfängen aus den höheren Sporenpflanzen mitgegebene Befruchtungsart mit Notwendigkeit die entgegengesetzte, ebenso gleichberechtigte aus dem Felde schlagen muss. Die Konsequenz der Anschauung Burck's wäre die, dass es einerseits keine kleistogam blühende Pflanze mit chasmogamen, selbststerilen Blüten geben könnte, obgleich er selbst solche Fälle, z. B. bei *Ruellia* beschreibt, andererseits auch die autogamen, selbstfertilen und offenblütigen Pflanzen sich längst sämtlich in kleistogam blühende — als der ökologisch allein vorteilhaften Form — umgewandelt haben müssten. Und doch gibt es bekanntlich eine ganze Anzahl solcher auf der Stufe ausschließlicher Autogamie verharrender Pflanzen!

Ein instruktives Beispiel dafür bietet die von mir[1]) in ihrer Bestäubungseinrichtung näher untersuchte *Vicia lathyroides*. Hier treten die Reduktionen der Blütenorgane — wie z. B. die monadelphische Ausbildung der Staubblätter im Gegensatz zur diadelphischen anderer stärker allogam eingerichteter *Vicia*-Arten, der Verlust der Honigsekretion und der Verbindungseinrichtungen zwischen Flügeln und Kiel, das frühzeitige Ausstäuben der Pollenzellen und ihr Auskeimen auf den in nächster Nähe der Antheren befindlichen, empfängnisreifen Narben an der ganz normal gestalteten und buntgefärbten, offenen Blüte hervor. Diese ist nur um einen kleinen Schritt von Kleistogamie entfernt; würde die Selbstbestäubung in einem noch früheren Stadium der Blütenentwickelung regelmäßig eintreten, in dem die umschließenden Blütenorgane nicht weiter wüchsen, der Kiel geschlossen bliebe und das Hervortreten der Geschlechtssäule bei Druck auf die Carina verhindert wäre, würde niemand an der kleistogamen Natur[2]) der Blüte zweifeln. Wie aber echt kleistogame Blüten in diesem Falle aussehen müssten, lässt sich durch Vergleich der Blüten von *Vicia lathyroides* mit den aus unterirdischen Knospen hervorgegangenen Blüten nahe verwandter, amphikarpischer *Vicia*-Arten wie *V. amphicarpa*, *V. pyrenaica* und *V. angustifolia* leicht feststellen. *V. lathyroides* könnte nur dann zu einer echt kleistogamen Pflanze werden, wenn sie die Fähigkeit zur Anlage unterirdischer Sprosse und Blüten in gleicher Weise besäße, wie die amphikarpischen, verwandten *Vicia*-Arten. Da dies nicht der Fall ist, unterbleibt bei ihr

1) Flora 1899, S. 397—403.

2) Die Blüte von *Vicia lathyroides* ist von einem ungenannten Verfasser in der Zeitschr. d. Naturw. Vereins der Provinz Posen (V. Jahrg. 1898, S. 20—21) als kleistogam beschrieben worden.

trotz der ganz augenscheinlichen Reduktion der chasmogamen Blüte und trotz ihrer ausschließlichen Selbstbestäubung der letzte Schritt zur Kleistogamie: der Blütenschluss. Es sind somit zum Kleistogamwerden selbst einer rein autogamen Blüte immer noch innere, spezifische Anlagebedingungen nötig, die von Art zu Art wechseln und von äußeren Lebensbedingungen unabhängig erscheinen.

Im Gegensatz dazu hat eine große Zahl anderer Pflanzen — ganz ähnlich wie die offenblütigen Pflanzen mit allogamer und autogamer Blüte auf getrennten Stöcken — eine Differenzierung in eine offene, allogam-autogame und eine ausschließlich sich selbst bestäubende, geschlossene Blütenform erworben, wobei regelmäßig die mehr rezessive Form der zeitlichen Anlage nach früher auftritt, als die mehr progressive, ohne dass eine Abänderung dieser Entwickelungsfolge ausgeschlossen ist. Es geschieht dies unter deutlichem Einfluss der Lebenslage und des umgebenden Mediums auch bei denjenigen Pflanzen, bei denen die Kleistogamie gewohnheitsmäßig und scheinbar unabhängig von äußeren Umständen auftritt. Die von Vöchting, Goebel und anderen Forschern angestellten, direkten Versuche sind ein schlagender Beweis dafür und wenn Burck die Unabhängigkeit der echt kleistogamen Blüte von äußeren Faktoren hätte beweisen wollen, hätte er zunächst die Unzulänglichkeit der betreffenden Versuche darlegen müssen. Aber auch vom ökologischen Standpunkte aus lässt sich eine Abhängigkeit der echt kleistogamen Pflanzen von der gesamten Lebenslage nachweisen, wenn man die verschiedenen, spezielleren Lebensverhältnisse und ökologischen Ausrüstungen der kleistogam blühenden Pflanzenarten kategorienweise miteinander vergleicht. Wir finden z. B. die kleistogame Blütenform neben der chasmogamen verbreitet bei Pflanzen, die die Fähigkeit zu geokarpischer Frucht- und Samenreife besitzen wie mehrere Leguminosen (*Amphicarpaea, Vicia*-Arten), *Commelina benghalensis* u. a., bei denen sich der Einfluss der Verdunkelung auf die unterirdisch angelegten oder auf die in den Erdboden eingeführten Blütenanlagen geltend macht, ferner bei teilweise untergetaucht lebenden Wasser- und Sumpfpflanzen — wie einigen nordamerikanischen Arten von *Potamogeton*, Pontederiaceen, *Subularia*, Arten von *Vandellia, Juncus bufonius, Leersia oryzoides* u. a. —, bei denen das Wasser eine ähnliche Minderung der Lichtintensität bewirkt, bei Wüsten- und Steppenbewohnern, wie besonders den nordamerikanischen Arten von *Helianthemum*[1]), wie *H. canadense* und

1) Vgl. J. Barnhart (Bull. Torr. Botan. Club XXVII, 1900, p. 589–592). Noch zahlreichere Fälle von Kleistogamie bei Cistaceen hat W. Grosser (in 81. Jahresber. Schlesisch. Gesellsch. f. vaterl. Kultur (1903), II. Abteil., S. 1–10) zusammengestellt. Bei *Helianthemum*-Arten mit völlig ausgeprägter Differenzierung der beiderlei Blütenformen ist das Auftreten der chasmogamen Frühlingsform von

majus, deren stark reduzierte Herbstblüte an den Eintritt der kühleren und feuchteren Jahreszeit gebunden erscheint, desgleichen bei Schattenpflanzen, wie Arten von *Impatiens*, *Viola*, *Oxalis acetosella* u. a., bei denen der fördernde Einfluss einer gesteigerten Lichtintensität auf die Bildung normaler Blüten nicht zu leugnen ist, endlich auch bei einer Gruppe von Pflanzen, bei denen eine ganze Infloreszenz durch den Verschluss einer Blattscheide oder der Hüllkelchblätter, wie z. B. bei *Leersia*, Arten von *Polygonum* und bei der Composite *Gerbera Anandria* kleistogam gemacht wird und die Einzelblüten dadurch dem Lichteinfluss entzogen sind. Hier ist auch zu beachten, dass das gewohnheitsmäßige Abwechseln zwischen der offenen und geschlossenen Blütenform bei einigen polymorphen Gattungen, wie besonders *Viola*, *Impatiens* und *Helianthemum* in den verschiedensten Gebieten der Erde und unter sehr ungleichen Klimaten mit auffallender Regelmäßigkeit auftritt. So sind kleistogam-chasmogam blühende *Viola*-Arten außer in der alten Welt und in Nordamerika auch in Chile (nach Reiche), Brasilien (nach Fritz Müller), in Neu-Seeland (nach G. M. Thomson) und auf den Sandwich-Inseln (nach H. Heller) gefunden worden[1]). Auch die mit *Viola* verwandte Gattung *Hybanthus* besitzt beide Blütenformen; bei einer von Bernouilli[2]) in Guatemala beobachteten Art soll die kleistogame Form zur Regenzeit auftreten, bei dem nordamerikanischen *H. concolor* entwickelt sie sich besonders an schattigen Stellen. Es könnte dies regelmäßige Auftreten der beiden Formen bei nahe verwandten, aber geographisch weit getrennten Arten als ein Beweis dafür angesehen werden, dass hier doch auch Vererbungserscheinungen im Spiele sind — gewiss aber dann in dem Sinne, dass nur die Fähigkeit zur Produktion der zweierlei Formen, nicht aber die bestimmte einzelne Form, vererbt wird. Dass der meist an die Jahreszeit gebundene Wechsel in so ungleichen geographischen Gebieten übereinstimmend auftritt, erklärt sich ohne Zweifel daraus, dass die Pflanzen an den verschiedensten Orten in gleicher oder doch analoger Weise den wechselnden Bedingungen von Beleuchtung, Ernährung, Feuchtigkeit u. s. w. ausgesetzt sind; es sind also einfach Fälle von Parallelvariationen infolge gleichsinnig wirkender Ursachen. Überdies zeigt sich z. B. beim Vergleich der *Helianthemum*-Arten von Nordamerika[3]) mit denen der alten Welt wie besonders Ägyptens nach der Darstellung von P. Ascherson[4]), bei ersteren ein auffallend

der kleistogamen Herbstform wohl auf ähnliche entwickelungsgeschichtliche Vorgänge wie bei *Viola* nach Goebel zurückzuführen.

1) Vgl. Knuth's Handbuch der Blütenbiologie III, 1, S. 502—506.

2) Bot. Zeitung 1869, S. 18—19.

3) Vgl. die zitierte Abhandl. von W. Grosser.

4) Die Bestäubung einiger *Helianthemum*-Arten. Sitzungsber. Gesellsch. naturf. Freunde 1880, S. 97—108.

stärkerer Polymorphismus und eine stärkere Reduktion der Blütenorgane in der kleistogamen Form als bei den altweltlichen Spezies, was deutlich auf lokale Anpassungsunterschiede hinweist. Weiter sind bei den tropischen und bei unseren einheimischen Orchideen mit zweierlei Blütenformen, wie z. B. *Limodorum abortivum*[1]) im Vergleich zu den von Burck in Buitenzorg beobachteten Arten wie *Tainia penangiana* wiederum ganz andere Nebenfaktoren für das wechselnde Auftreten der chasmogamen und kleistogamen Blüte maßgebend, auf die hier nur hingedeutet zu werden braucht, um die Unzulänglichkeit der Anschauung Burck's über das gegenseitige Verhältnis dieser beiden Blütenformen darzutun.

Eine dieser Auffassung ebenfalls entgegenstehende Erfahrungstatsache ergibt sich aus der Vergleichung des Verhältnisses, in welchem die Gesamtzahl der bisher bekannten kleistogamen und zugleich insektenblütigen Pflanzenarten zu der Zahl ebensolcher, aber anemophil eingerichteter Formen steht. Vom physiologischen Standpunkt ist es ja gleichgültig, ob Blüten durch Insekten oder durch den Wind mit Pollen versorgt werden, da in beiden Fällen die Wirkung der Fremdbestäubung auf heterogenetischen Nachwuchs die gleiche ist. Aber in ökologischem Sinne gibt der Unterschied zwischen der verhältnismäßig geringen Zahl von kleistogamen, windblütigen Pflanzen gegenüber einer 4—5mal größeren Zahl[2]) von geschlossenblütigen Pflanzenarten mit stark ausgeprägter Entomophilie, z. B. aus den Familien der Violaceen, Cistaceen, Balsaminaceen, Papilionaceen, Scrophulariaceen, Campanulaceen, Orchidaceen, Pontederiaceen u. a. uns einen deutlichen Fingerzeig dahin, dass bei stärkerer Ausprägung allogamer, auf Insektenbestäubung eingerichteter Blütenkonstruktionen zugleich auch die entgegengesetzte Neigung zur Bildung reduzierter, auf Selbstbestäubung angelegter Blüten zunimmt. Im Gegensatz zu Burck lässt sich also sagen: Je mehr eine Pflanzenart stärker differenzierte, entomophile Blüten besitzt, desto mehr wird für sie auch die Produktion geschlossener, autogamer Blüten zu einer ökologischen Notwendigkeit, ohne dass dabei die eine Blütenform die andere — wenigstens in der Mehrzahl der Fälle — zu verdrängen oder zu ersetzen vermag. Im einzelnen kommt es auf die spezifische

1) Vgl. v. Freihold's Beobachtungen über diese Pflanze in Verh. d. Bot. Ver. Provinz Brandenburg. 19. Jahrg., XXIII—XXVII. — Kirchner, Mitteilungen über die Bestäubungseinrichtungen der Blüten I. Stuttgart 1900. S. 356—357.

2) Die in Knuth's Handbuch der Blütenbiologie I, S. 71—74 gegebene, sehr unvollständige Liste der bisher beschriebenen, kleistogamen Pflanzen zählt etwa 25 anemophile und über 130 entomophile Arten auf; auch wenn alle neuerdings bekannt gewordenen oder von Knuth übersehenen Fälle von echter Kleistogamie hinzugezählt werden, kann sich das gegenseitige Zahlenverhältnis der beiden Kategorien nur unwesentlich ändern.

Lebenshaltung der bestimmten Art an, ob sich für sie die chasmogame Form vorteilhafter erweist als die kleistogame oder umgekehrt. Das zum Aufbau der Blüten, bezw. der Samen notwendige Baumaterial wird entsprechend der spezifischen Lebensausrüstung der Einzelart bald mehr der chasmogamen Blüte, wie es Goebel zeigte, bald mehr der kleistogamen Form zugewendet, wie es nach Miss Adeline Schively bei *Amphicarpaea monoica* der Fall zu sein scheint. Es brauchen aus diesem Grunde auch die Gewichts- und Zahlverhältnisse der Früchte und Samen bei den verschiedenen Arten von kleistogamen Pflanzen durchaus nicht einer allgemeinen Regel zu folgen. Beide Formen von Blüten, die offene sowohl wie die geschlossene, sind im ökologischen Sinne zur Erhaltung der damit ausgerüsteten Art, gleich notwendig und gleich nützlich. Sie gewähren der Pflanze die Möglichkeit, je nach den vorherrschenden, natürlichen Lebensbedingungen ihre Bestäubungseinrichtung und ihre Samenbildung bald mehr der autogenetischen, bald mehr der heterogenetischen Fortpflanzung anzupassen.

Stimmt man dieser durch das tatsächliche Verhalten der echt kleistogamen Gewächse bestätigten Anschauung zu, so sind alle weiteren Betrachtungen über die Bedeutungslosigkeit der chasmogamen Blütenform gegenüber der geschlossenen, wie sie Burck anstellt, ziemlich überflüssig. Ihre von Burck so stark betonte Unfruchtbarkeit oder besser ihre mehr oder weniger wechselnde Fruchtbarkeit ist ja nicht das Zeichen einer sexuellen Schwäche, sondern nur der erfahrungsgemäße Ausdruck dafür, wie weit die Einzelart unter den gegebenen Lebensverhältnissen tatsächlich mittels der offenen Blüten zur Befruchtung und zur Samenbildung zu gelangen vermag. Was darüber z. B. für *Ruellia tuberosa* in Batavia sich feststellen ließ, braucht darum durchaus nicht auch in der amerikanischen Heimat dieser Art gültig zu sein.

Ebenso bedarf es bei Anerkennung des obigen Satzes von der prinzipiellen Gleichberechtigung der beiderlei Blütenformen hier keines näheren Beweises, dass die kleistogame Blüte als eine der ausschließlich autogamen, offenen Blüte nächststehende Form mit dieser durch mancherlei und sogar unregelmäßig auftretende Übergangsbildungen in fluktuierender Variation verbunden sein muss, wozu die Abhandlung Goebel's neue und interessante Belege liefert.

Wenn der Blütenverschluss der kleistogamen Pflanzen eine Hemmungsbildung darstellt, muss er auch in verschiedenen Stufen der Ausbildung auftreten. Solche Fälle existieren in der Tat, wenn sie auch von Burck nicht berücksichtigt worden sind.

Kleistogame Blüten, die sich nach vollzogener Selbstbestäubung öffnen.

Eine derartige Blüte habe ich schon früher[1]) von *Stellaria pallida* Piré beschrieben. Diese Art oder Form unterscheidet sich einerseits in einer Reihe nicht sehr hervorstechender, vegetativer und reproduktiver Merkmale von der gemeinen, kosmopolitischen *Stellaria media*, andererseits steht sie der letztgenannten Art so nahe, dass sie von manchen Systematikern als bloße Varietät (*St. media* var. *pallida* oder var. *apetala*), von anderen als Nebenart derselben aufgefasst wird. A. Schulz[2]) bezeichnet sie als eine „stellenweise völlig kleistogam gewordene" Form der Stammart. In den Blüten dieser *Stellaria*-Form, die ich in reichlicher Menge an den Havelufern bei Potsdam und Spandau in der Mark Brandenburg im April 1895 antraf, trat die Autogamie immer schon in der noch jugendlichen Knospe — von 3—3,2 mm Länge bei einer durchschnittlichen Länge der erwachsenen Blüte von ca. 4 mm — ein, wobei das in der Regel nur in der Einzahl ausgebildete Staubblatt sich mit seiner Anthere einem der Narbenäste anlegte und mit den Papillen letzterer durch zahlreiche aus der aufgesprungenen Anthere auskeimende Pollenschläuche verbunden war. Trotz der schon in der Knospe eintretenden Bestäubung und Befruchtung, die an mehreren Beobachtungsreihen aufeinanderfolgender Entwickelungsstadien der unbefruchteten und befruchteten Blüte festgestellt wurde, pflegt sich die Blüte bei Sonnenschein nachträglich zu öffnen; dann ist jedoch ihr Durchmesser fast um die Hälfte kleiner als an der normalen, sternförmig ausgebreiteten Blüte der Stammart; auch sind ihre Kronblätter als winzige, gelbliche oder grünliche Schüppchen auf fast ein Drittel der normalen Länge reduziert und die an der Basis der Staubfäden sonst deutlich ausgebildeten Nektarien sind fast spurlos verschwunden. Aber trotzdem ist die Pflanze damit noch nicht zu ausschließlicher Autogamie gelangt, da in manchen Blüten nicht nur ein einziges, sondern noch 1—2 weitere Staubblätter zur Ausbildung kommen können, die erst später — kurz vor oder während der Blütenöffnung — ausstäuben und in der Regel auch nicht durch auskeimende Pollenschläuche ihre Antheren an den Narbenpapillen fixieren. Außerdem kommen, wie A. Schulz[3]) zuerst auffand, in Ausnahmefällen rein weibliche Blüten vor, die hier vermutlich durch Vererbung aus der bisweilen gynodiözischen Stammform zu erklären sind. Ich habe mich bisher allerdings nicht durch direkte Beobachtung davon überzeugen können, dass diese abweichenden, rein weiblichen Blüten durch den Pollen der

1) Abhandl. Botan. Verein Prov. Brandenburg, XLI (1899), S. 169—183.

2) A. Schulz. Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung II. Kassel 1890, S. 55.

3) A. a. O. S. 183.

überzähligen, erst später heranreifenden Stamina bestäubt werden. Der Anlage nach ist eine solche Fremdbestäubung aber sicher möglich.

Wie soll man nun nach den von Burck entwickelten Gesichtspunkten die Blüte von *Stellaria pallida* deuten? Da die Pflanze sexuell variiert und zugleich deutliche Merkmale von Kleistogamie zeigt, scheint hier eine in der Entwickelung zur Kleistogamie begriffene, diaphoranthe Zwischenrasse vorzuliegen. Insofern *Stellaria pallida* aber auch einer durch bestimmte, taxinomische Merkmale gekennzeichneten Verwandtschaftsreihe, d. h. einer sogen. Art, Nebenart oder Varietät — angehört, die ihre Eigenschaften auf die Nachkommen unverändert überträgt, muss sie zugleich als eine reine systematische Art im Sinne von de Vries betrachtet werden, bei der die chasmogame Form latent geworden ist. Das ist schon ein bedenklicher Widerspruch, da er den Gegensatz zwischen den beiden von Burck aufgestellten Kategorien aufhebt. Dann lässt sich aber ganz und gar nicht die nachträglich eintretende Blütenöffnung und noch weniger die Existenz weiblicher Blüten und der Allogamie dienender, überzähliger Staubblätter erklären. Kurz — wie man die Sache auch deuten mag — das von Burck für die kleistogamen Blüten aufgestellte Entwickelungsschema versagt hier völlig!

Der Fall von *Stellaria pallida* gibt nicht nur ein gutes Beispiel für die Unzulänglichkeit der Auffassung von Burck, sondern liefert auch einen neuen Beweis für die Richtigkeit des von K. Goebel zuerst mit Schärfe betonten Satzes, dass die kleistogamen Blüten Hemmungsbildungen mit frühzeitig — hier schon in der jugendlichen Blütenknospe — eintretender Selbstbestäubung sind. Da bei *Stellaria pallida* nach frühzeitig eingetretener Selbstbestäubung die Kronblätter, die Nektarien u. s. w. auf dem erreichten Entwickelungsstadium stehen bleiben, ohne sich trotz nachträglicher Blütenöffnung weiter zu entwickeln, wobei augenscheinlich das sonst zur Ausgestaltung dieser Teile verwendete Baumaterial nun den befruchteten Samenanlagen zugute kommt und auf die Ausbildung der Samen verwendet werden kann, tritt der hemmende Einfluss der frühzeitigen Selbstbestäubung auf das Auswachsen der Blütenblätter unzweideutig hervor. Diese öffnen sich dann nachträglich wie sonst in normalen Blüten, worin sich ihre Abstammung von einer offenblütigen Form deutlich dokumentiert. Der Eintritt fluktuierender Variation kann in diesem Falle nicht geleugnet werden, indem hier offenbar eine noch nicht vollkommen fixierte Zwischen- und Übergangsform zwischen einer chasmogamen und einer kleistogamen Blüte vorliegt. Gleichzeitig entsteht die Frage, ob und inwieweit die eben beschriebene *Stellaria pallida* sich in ihre chasmogame Stammform zurückführen ließe — eine Frage,

auf deren Lösung durch Kulturversuche ich schon früher, leider bisher ohne Erfolg, hingewiesen habe.

Ein zweites, lehrreiches Beispiel einer autogam in der Knospe bestäubten und dann nachträglich sich öffnenden Blüte hat E. Warming[1]) aus Grönland von der dort heimischen *Campanula uniflora* beschrieben. Auch bei dieser tritt das Austreiben der Pollenschläuche zu den Narbenpapillen schon in der geschlossenen Knospe ein. Trotzdem erlangen die Blüten später die normale Beschaffenheit; aus der Mündung der blaugefärbten Krone ragt dann der dreilappige Griffel ein wenig hervor und auch die Honigabsonderung an der Basis des Fruchtknotens findet in gewöhnlicher Weise statt. Die Fruchtreife der Pflanze in Grönland ist außerdem sicher verbürgt[2]). Die sonst bei *Campanula*-Arten allgemein auftretende Protandrie der Bestäubungsorgane wird bei *C. uniflora* in Grönland somit durch frühzeitig in der Knospe eintretende Homogamie und damit verbundene Kleistogamie ersetzt.

Der Zusammenhang dieses Wechsels in der Bestäubungseinrichtung mit den arktischen Lebensbedingungen ist in diesem Falle ganz augenscheinlich, wenn derselbe auch nicht auf Rechnung der Insektenarmut Grönlands zu setzen sein dürfte, wie dies Warming — allerdings mit Vorbehalt — annimmt[3]). Für den hier vorliegenden Zweck genügt der Hinweis, dass bei *Campanula uniflora* in stark ungünstiger Lebenslage die Blüten rein autogam und zugleich ohne wesentliche Reduktion ihrer Teile pseudokleistogam geworden sind. Wir dürfen annehmen, dass dieser Vorgang nicht bloß bei den von Warming beobachteten Exemplaren, sondern auch an zahlreichen anderen oder vielleicht allen Individuen von *C. uniflora* eintritt, die in Grönland den gleichen klimatischen Faktoren ausgesetzt sind. In anderen Gebieten, in denen die genannte Art ebenfalls vorkommt, wie z. B. in Gebirgstälern des nördlichsten Skandinaviens — könnte diese Pseudokleistogamie vielleicht weniger stark hervortreten oder auch ganz fehlen.

Es führt uns der Fall von *Campanula uniflora* auf eine weitere Erörterung über das Wesen der pseudokleistogamen Blüte.

Die Unterschiede zwischen der unecht- und echtkleistogamen Blüte.

Nach Burck sollen die echtkleistogamen Blüten von den äußeren Lebensbedingungen unabhängig, die pseudokleistogamen

1) E. Warming. Om Bygningen og den formodede Bestøvningsmaade af nogle grønlandske Blomster. Kjøbenhavn 1886, p. 52—53.

2) J. Abromeit. Botan. Ergebnisse der von der Gesellschaft f. Erdkunde zu Berlin unter Leitung von Dr. v. Drygalski ausgesandten Grönlandsexpedition nach Dr. Vanhöffen's Sammlungen bearbeitet. Phanerogamen. In: Biblioth. botan. Heft 42, S. 61—62.

3) Näheres hierüber s. in meiner Blütenbiolog. Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. Stuttgart 1894, S. 112—127.

dagegen von denselben abhängig sein. Er bezeichnet es als unrichtig, dass ich die letzteren als solche definiert habe, in denen die Organe keine wesentliche Verkleinerung oder Verkümmerung erfahren, da nach Hansgirg's ursprünglicher Erklärung pseudokleistogame Blüten durch äußere Bedingungen, wie Beleuchtung, Überflutung mit Wasser, Mangel an Wärme, übermäßige Trockenheit u. dgl. hervorgerufen werden sollen.

Folgendes dürfte zu meiner Rechtfertigung genügen. Zunächst kann nach den einwandsfreien Darlegungen Goebel's und auch nach meiner Überzeugung, die ich schon vor Publikation der genannten Arbeit und lange vor Niederschrift jener von Burck angegriffenen Definition vorzugsweise aus Vöchting's ausgezeichneter Untersuchung über den Einfluss geminderter Lichtintensität auf das Entstehen kleistogamer Blüten gewonnen hatte, kein Zweifel darüber bestehen, dass auch die echtkleistogamen Pflanzen in der Bildung ihrer beiderlei Blütenformen von äußeren Lebensfaktoren abhängig sind. Ich konnte also unmöglich einen Unterschied aufstellen, wo tatsächlich keiner vorhanden ist. Nur der starke oder schwache Grad der eintretenden Reduktion z. B. in der Ausgestaltung des Perianths, der Verkümmerung der Staubblätter und der Nektarien, die Art der Pollenausstreuung und Pollenablage u. s. w. gibt die Möglichkeit, eine gewisse, wenn auch nicht scharfe Grenze zwischen den echt- und unechtkleistogamen Pflanzen zu ziehen.

Übrigens sieht Goebel den hier in Rede stehenden Unterschied als belanglos an. Höchstens könnte man — so sagt er[1]) — von habitueller und induzierter Kleistogamie reden — eine treffende Bezeichnung, die ich gern aufgenommen haben würde, wenn ich sie beim Niederschreiben der von Burck bemängelten Definition gekannt hätte. Schließlich ist diese Begriffsbestimmung an einer Stelle von mir gegeben worden, wo es zunächst auf propädeutische Zwecke ankam, nämlich in einem Verzeichnis von Kunstausdrücken zur Orientierung des Anfängers. Hätte Burck sich die Mühe geben wollen, konnte er z. B. aus meiner Arbeit über *Stellaria pallida* ersehen, dass ich die Begriffe echt- und unechtkleistogam nur im herkömmlichen Sinne gebrauche. Burck selbst ist es, der dem bisher üblichen Begriffe der Kleistogamie eine unrichtige Ausdehnung gegeben hat, indem er ihn auf die kleistopetalen Pflanzen mit allogam-autogamer Bestäubungseinrichtung anwendete. Oder glaubt Burck etwa, dass Darwin die kleistopetalen Blüten, wenn er sie gekannt hätte, als kleistogam anerkannt haben würde? Sicher hätte er sie als den Triumph der Natur über die üblen Folgen der Selbstbestäubung gefeiert, da in ihrem Bau der Zweck der Fremdbestäubung deutlich ausgeprägt

1) A. a. O. S. 677.

ist und wenigstens bei einer Reihe hierher gehöriger Formen wie bei *Purpurella* und bei Bromeliaceen durch die Ausbeutung seitens geeigneter Bestäuber auch tatsächlich erreicht wird. Vor dieser Tatsache verschließt Burck leider die Augen und hat damit die ganze, von ihm gerügte Begriffsverwirrung selbst hervorgerufen.

In diesem Zusammenhange ist es auch zu erwähnen, dass Hansgirg[1]) die von Burck beschriebene Blüte von *Myrmecodia tuberosa* zu den pseudokleistogamen Formen stellt, weil sie ihm offenbar mit diesen wegen des Mangels von eigentlichen Hemmungsbildungen am nächsten verwandt erschien. Dass dies aber nicht zulässig sein kann, weil hier die chasmogame Nebenform ganz fehlt und außerdem die Blüte nicht auf vorauseilende Selbstbestäubung veranlagt ist, dürfte aus den vorangehenden Erörterungen über die kleistopetalen Blüteneinrichtungen einleuchtend sein.

Auch die übrigen von Burck zur Unterscheidung der echt- und unechtkleistogamen Pflanzen aufgestellten Merkmale erweisen sich den Tatsachen gegenüber als nicht stichhaltig. Ganz besonders betont er, dass hier bei den echtkleistogamen Pflanzen die Eigenschaft des Blütenschlusses vererbbar sei, da aus ihrem Samen immer wieder Stöcke mit kleistogamen und chasmogamen Blüten hervorgehen, während nach seiner Ansicht aus dem Samen einer pseudokleistogamen Blüte nur Individuen mit offenen Blüten entstehen sollen. Letzteres wird durch die Erfahrung widerlegt, da z. B. ausschließlich pseudokleistogam blühende *Hordeum*-Rassen[2]) bekannt sind, bei denen der Spelzenschluss erblich fixiert ist und die sich ausschließlich autogenetisch fortpflanzen. Es ist also hier sogar ausschließliche Vererbung der pseudokleistogamen Form unter gewissen Lebensbedingungen möglich, wie sie ebenso für die vorhin erwähnte *Campanula uniflora* in Grönland anzunehmen ist. Ein ökologischer Unterschied ist in diesen beiden Fällen allerdings vorhanden, da die kleistogam blühenden *Hordeum*-Pflanzen Kunstprodukte sind, während die kleistogame *Campanula* Grönlands eine unter natürlichen Lebensbedingungen wachsende und durch diese hervorgerufene Form darstellt. Da aber die genannte *Campanula* ihre geschlossenen Blüten nach vollzogener Bestäubung nachträglich ebenso öffnet wie die echtkleistogame *Stellaria pallida*, betrachte ich diese beiden Fälle als vollgültigen Beweis dafür, dass hier der chasmogame Blütencharakter nicht vollständig unterdrückt oder rezessiv geworden ist und also nur eine Vererbung der Variationsfähigkeit — oder anders ausgedrückt, eine undifferenzierte Anlage zu den beiderlei Blütenformen in der befruchteten Eizelle — anzu-

---

1) Ant. Hansgirg. Physiologische und phykophytologische Untersuchungen. Prag 1893, S. 167.

2) S. Correns, Über Vererbungsgesetze, S. 9.

nehmen ist. In Übereinstimmung damit ergaben auch die bekannten Kulturversuche H. Hoffmann's[1]) mit kleistogam blühenden Pflanzen von *Lamium amplexicaule*, dass die aus den geschlossenen Blüten erhaltenen Samen nur teilweise wieder ausschließlich kleistogam blühende Individuen lieferten; eine volkommene Fixierung des Blütenschlusses liegt hiernach auch bei den echtkleistogamen Pflanzen nicht vor, zumal bei diesen Versuchen der Einfluss ungünstiger Lebensbedingungen nicht ausgeschlossen wurde. Da uns genauere und umfangreichere Erfahrungen über die Vererbung der chasmo- und kleistogamen Blütenform auf die Nachkommen in längeren Generationsreihen, ebenso vergleichende Bestäubungsversuche mit kleistogam und chasmogam erzeugtem Pollen auf weiblich ausgebildeten oder kastrierten Blüten der Versuchspflanze zurzeit noch fehlen, halte ich es für überflüssig, hier die Vererbungsfragen weiter zu erörtern. Jedenfalls liegt nach dem bisherigen Standpunkt des Wissens keine Veranlassung vor, auf Grund von Vererbungsunterschieden eine scharfe Grenze zwischen echt- und unechtkleistogamen Pflanzen zu ziehen[2]).

Da die von Burck angegebenen Unterscheidungsmerkmale sich nach dem Vorausgehenden als nicht stichhaltig erwiesen haben, entsteht die Frage, ob überhaupt eine irgendwie haltbare Grenze zwischen den beiderlei Formenreihen existiert.

Zwischen den beiden Blütenformen in entwickelungsgeschichtlich-morphologischem Sinne nach Goebel gewiss nicht! Trotzdem will mir scheinen, dass zwischen den nach Zeit und Ort regelmäßig zwischen beiden Blütenformen wechselnden, habituell kleistogamen Pflanzen und den induziert kleistogamen, die während der Blütezeit in unregelmäßiger Weise je nach Wetter- und Standortsverhältnissen ihre Blüten öffnen oder geschlossen halten, doch im ökologischen Sinne ein Unterschied besteht. Bei ersteren werden nach den Untersuchungen Goebel's schon die noch sehr jugendlichen Blütenanlagen im Entwickelungsgange des betreffenden Pflanzenstockes — wenigstens von einem gewissen Moment an — durch die gesamte Lebenslage entweder zur chasmogamen oder zur kleistogamen Entwickelungsrichtung hingelenkt, während bei induzierter Kleistogamie (d. h. bei den pseudokleistogamen Pflanzen) die Förderung

1) Botan. Zeit. 1883, S. 294—297.

2) Der von Burck als Beweis der Nichtvererbbarkeit des pseudokleistogamen Blütencharakters angeführte Fall von kümmerlich ernährten, geschlossen bleibenden Blüten von *Pisum sativum* und *Capsella bursa pastoris*, wie sie von Goebel an sonst normalen Stöcken beobachtet wurden, beweist eine ganz äußerliche Auffassung der Frage. Die aus dem pseudokleistogamen Samen erzeugten, chasmogam blühenden Individuen können doch unter denselben Lebensbedingungen wie ihre Stammpflanzen wiederum einzelne geschlossen bleibende, kümmerlich ernährte Blüten erzeugen. Die Art der Vererbung ist also keine wesentlich andere als bei den echtkleistogamen Pflanzen.

oder Hemmung erst kurz vor dem Aufblühen an den schon ziemlich erwachsenen Blütenorganen zur Wirkung gelangt. Eine pseudokleistogame Pflanze kann sich somit nicht direkt in eine echtkleistogame umformen, wohl aber eine offene, fast ausgewachsene Blüte in eine unechtkleistogame. Man könnte also den Unterschied dahin festsetzen, dass bei der habituellen Kleistogamie die geschlossenen Blüten auf entwickelungsgeschichtliche Bildungshemmungen, bei der induzierten dagegen auf Entfaltungshemmungen zurückzuführen sind. Doch mag auch dieser Unterschied als fraglich hingestellt bleiben, da Zwischen- und Übergangsfälle zwischen beiden Formen, z. B. bei den nordamerikanischen *Helianthemum*-Arten kaum fehlen dürften.

Hier ist es notwendig, noch eine von Burck übersehene Beziehung der Pseudokleistogamie zu einer anderen, bei zahlreichen Pflanzen verbreiteten Blüteneinrichtung etwas näher ins Auge zu fassen.

Die induzierte Kleistogamie (Pseudokleistogamie) in Zusammenhang mit anderweitigen Einrichtungen des Blütenschlusses.

Der pseudokleistogame Blütenschluss als Entfaltungshemmung tritt besonders bei solchen Pflanzen auf, deren Perianthblätter infolge innerer Einrichtungen die Fähigkeit eines periodischen Öffnens und Schließens oder auch des sogen. ephemeren Blühens besitzen, bei dem sich die Blüten nach kurzer, meist nur wenige Stunden dauernder Anthese für immer schließen. Da durch den Blütenschluss in zahlreichen allogam-autogam oder auch rein autogam eingerichteten Blüten auf rein mechanische Weise ein direktes Anpressen der ausstäubenden Antheren mit den in gleicher Höhe stehenden, geschlechtsreifen Narben, und damit also Selbstbestäubung[1]) veranlasst werden kann, bedürfen die verschiedenen, hier vorkommenden Fälle einer genaueren, vergleichenden Betrachtung. Bekanntlich ist es das Verdienst von Hansgirg[2]), die Öffnungs- und Schließungsbewegungen der Blütenblätter, die er als gamotropische mit der Bestäubung in Beziehung bringt, in größerem Umfange untersucht und auch in ihrer Abhängigkeit von äußeren Faktoren, wie besonders von Wärme und Licht, näher studiert zu haben. Auf die anatomische und physiologische Seite dieser Untersuchungen soll hier nicht eingegangen werden. Für unseren ökologischen Zweck genügt der Hinweis, dass eine auffallend große Zahl von pseudokleistogam blühenden Pflanzen in ihren Blüten-

1) Auf den Zusammenhang ungünstiger Lebensbedingungen mit dem Autogamwerden der Blüten machte auch P. Magnus in Sitzungsber. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin 1888, p. 52—53 aufmerksam.

2) Ant. Hansgirg. Physiologische und phykophytologische Untersuchungen. Prag 1893, S. 6—181.

blättern die offenbar hereditär gewordene Eigenschaft des periodischen Öffnens und Schließens oder des ephemeren Blühens besitzt.

Als solche Pflanzen sind teils nach der Zusammenstellung von Hansgirg, teils nach anderweitigen Beobachtungen folgende vorzugsweise der europäischen Flora angehörige Arten zu nennen:

Alsineae: Stellaria media, *Spergula arvensis*, *Cerastium semidecandrum* und *C. arvense*, *Spergularia rubra* (nach Hansgirg ephemer und pseudokleistogam), *Sagina procumbens* und *S. Linnaei* (nach A. Schulz[1]) periodisch geschlossen und pseudokleistogam).

Sileneae: Silene nocturna und *S. inaperta* halten ihre Blüten während der hellsten, wärmsten Tagesstunden geschlossen und besitzen zugleich auch kleistogame Blüten (nach Lindman)[2]).

Oxalidaceae: Oxalis Acetosella, hat periodisch sich öffnende Blüten, zeigt zugleich Übergänge zwischen den chasmogamen und kleistogamen Blüten (nach Rössler)[3]).

Ranunculaceae: Ranunculus aquatilis, Blüten periodisch sich schließend, bisweilen pseudokleistogam (nach Hansgirg).

Droseraceae: Die Blüten der einheimischen *Drosera*-Arten sind nach Hansgirg[4]) sehr lichtempfindlich und an trüben Tagen geschlossen; in Übereinstimmung mit der Angabe von Goebel[5]) fand ich sie bei Sonnenschein immer geöffnet; Bennett, Hansgirg, Knuth und Warnstorf — letzterer für *D. anglica* — geben auch kleistogame (bezw. pseudokleistogame) Blüten an.

Portulacaceae: Portulaca oleracea (nach Hansgirg ephemer und pseudokleistogam). — *Montia rivularis*. Nach meinen Beobachtungen bei Wittenberg, desgl. nach Kirchner's[6]) Beobachtungen im Schwarzwalde öffnen sich die Blüten bei Sonnenschein; sie befruchten sich nach Kerner im geschlossenen Zustande.

Cistaceae: Helianthemum guttatum. Die ephemeren Blüten öffnen sich nach P. Ascherson[7]) in den frühen Morgenstunden, die Blumenblätter fallen dann ab und die Kelchblätter schließen sich so schnell und mit so starkem Druck, dass die Staubbeutel gegen die Narbe gepresst werden und Selbstbestäubung

1) A. Schulz. Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen etc. II. Kassel 1890, S. 38—39.

2) Lindman. Remarques sur la floraison du genre Silene L. Acta Horti Bergiani Bd. III, Nr. 13, Stockholm 1897.

3) Rössler in Flora 1900, S. 498.

4) A. a. O. S. 54.

5) Flora 1904, S. 780.

6) Kirchner. Mitteil. über die Bestäubungseinr. d. Blüten II. Stuttgart 1900, S. 358.

7) P. Ascherson. Die Bestäubung einiger *Helianthemum*-Arten (a. a. O.), S. 104—105.

zwangsmäßig erfolgt. — W. Grosser[1]) deutet bei den nordamerikanischen Cistaceen ausdrücklich auf den Zusammenhang zwischen Ephemerie der Blüten und ihrer Pseudokleistogamie hin; in letzterem Falle wird keine anhängende Petalenkappe beobachtet, wie sonst bei echter Kleistogamie.

Scrophulariaceae: Zahlreiche Arten von *Veronica*, wie *V. hederaefolia, serpyllifolia, agrestis, triphyllos, Cymbalaria* (nach Hansgirg ephemer und pseudokleistogam).

Campanulaceae: Arten von *Specularia*. Blüten periodisch schließend (nach Hansgirg) und kleistogam in verschiedenen Formen. — Desgl. Arten von *Campanula*. — Vgl. den Fall von *C. uniflora* auf S. 138.

Gentianaceae: Arten von *Gentiana* wie *G. Pneumonanthe, G. utriculosa* u. a. haben nach Hansgirg periodisch sich schließende Blüten. *G. Pneumonanthe* wurde von Graebner gelegentlich in kleistogamer Form beobachtet. Bei *G. utriculosa*, die bei Sonnenschein ihre Blüten sternförmig öffnet und bei Regenwetter schließt, fand ich in letzterem Falle bei Oberstdorf im Allgäu die Blüten in späteren Stadien immer auf autogamem Wege bestäubt; anfangs steht die protogyne, den Schlund völlig schließende Narbe über den noch geschlossenen Antheren, so dass Selbstbestäubung in diesem Zustande ausgeschlossen ist[2]), später krümmen sich die Narbenränder soweit herab, dass sie mit den inzwischen geöffneten Antheren in Berührung kommen. (Schluss folgt.)

W. Biedermann: Die Schillerfarben bei Insekten und Vögeln.

In: Jenaische Denkschrift XI. Festschrift für Ernst Haeckel, 1904, p. 217—300. Mit 16 Fig. im Text.

Die vorliegende, für den Physiologen und Histologen gleich wichtige Arbeit macht uns mit den optischen Vorgängen bekannt, durch welche tierische Schillerfarben und Metallglanz hervorgerufen werden. Sie lehrt uns gleichzeitig an der Hand eines peinlich genauen Studiums der morphologischen und histologischen Verhältnisse, die in der Struktur der betreffenden Organe gegebenen Bedingungen kennen, an welche diese optischen Phänomene gebunden sind. Verf. bespricht zu allererst die verschiedenen Theorien, welche zur Erklärung der tierischen Schillerfarben im Laufe der Zeit aufgestellt wurden. Er erörtert die Theorie der Gitter-

---

1) W. Grosser (a. a. O.) S. 6.

2) Vgl. über die Bestäubungseinrichtung von *Gentiana utriculosa:* E. Fisch, Beiträg. z. Blütenbiolog. Bibl. bot. Heft 48, S. 17—18.

farben Pagenstecher's, der feinen Risszeichnungen Wallace's, der Farben dünner Blättchen Brücke's, der Farben trüber Medien Häcker's, der Oberflächenfarben Walter's, der optischen Resonanz Rossogonoff's, um sich hierauf den Ergebnissen seiner eigenen Untersuchungen zuzuwenden. Zuerst macht uns Biedermann mit den Schillerfarben schuppenloser Käfer bekannt, bei denen die Verhältnisse noch relativ einfach und übersichtlich erscheinen, und behandelt in eingehender Weise die Farbenerscheinungen bei *Smaragdisthes africana*, eines Käfers, dessen Flügeldecken bei auffallendem Licht und senkrechtem Aufblick smaragdgrün gefärbt sind und schönen Atlasglanz zeigen. Diese grüne Farbe geht jedoch in Blau über, wenn der Flügel der in der Nähe des Fensters mit seiner Längsachse in der Richtung des einfallenden Lichtes orientiert ist, von der Zimmerseite her in schräger Richtung betrachtet wird und zwar erscheint er um so reiner blau, je größer der Einfallswinkel des Lichtes ist. Es ist hierbei hervorzuheben, dass für einen gegebenen Einfallswinkel die Schillerfarbe in diesem wie in der Mehrzahl der Fälle bei Käfern sich fast ganz unabhängig von der sonstigen Orientierung des Objektes erweist. Verursacht wird der grüne bezw. blaue Schiller durch eine feine gelbbräunlich gefärbte Chitinlamelle die die Eigenschaft hat, auf dunkelm Grund grün zu schillern und im Flügel einer dunkeln Pigmentschicht aufgelagert ist. Diese feine Chitinlamelle bildet die sogen. Emailschicht der Flügeldecken, die, wie wir auch aus dem Folgenden sehen werden, den eigentlichen Sitz der Färbungsphänomene beim Käfer darstellt. Diese Emailschicht besteht aus drei Teilen: einem äußeren Grenzhäutchen (Kutikula), einer oft gelb pigmentierten Stäbchenschicht und einer dunkelgefärbten dritten Schicht mit deutlicher Zellzeichnung.

Die ganze aus diesen drei verschieden gestalteten Lamellen bestehende Emailschicht lässt sich durch langsames Mazerieren glatt von der übrigen Chitinmasse des Flügels abheben. Wird die Emailschicht entfärbt, so ist bei *Smaragdisthes africana* das Verschwinden der Farbenerscheinung die Folge, dadurch aber, dass die entfärbte Schicht auf dunkeln Untergrund gelegt wird, kann der Schiller künstlich erneuert werden, derselbe ist aber dann nicht mehr grün sondern blau gefärbt. Sehr wichtige Anhaltspunkte für die Beurteilung der Natur der Schillerfarben bei Käfern erhielt der Verf. durch die Untersuchung des noch gänzlich pigmentfreien Emails auf dem Flügel der Puppe eben ausgeschlüpfter Käfer von *Cetonia aurata*. Die Flügeldecken der Käfer waren noch merklich kleiner wie normal, gelblichweiß gefärbt, weich, etwas gerunzelt und viel dicker, als am völlig erhärteten fertigen Käfer. Trotzdem ließ die Oberfläche der Flügeldecken schon in diesem Stadium schönen

Farbenschiller erkennen. Im geraden Aufblick waren die Flügeldecken metallischglänzend gelbgrün, bei sehr schrägem Lichteinfall veränderte sich der Oberflächenschimmer durch Grün und Blau hindurch in Veilchenblau. Wurde die Emailschicht von dem darunter liegenden Flügelchitin abgeschabt, so ergaben sich dünne, farblose, ganz durchsichtige Lamellen, die in Wasser und Alkohol untersucht, schöne Interferenzfarben zeigten. Unter dem Mikroskop hatte ein solches Emailplättchen die Struktur eines Perlmutterdünnschliffes. Zahlreiche in parallelen Reihen angeordnete äußerst dünne, glashelle Chitinplättchen lagen dachziegelförmig übereinander und bildeten eine außerordentlich zarte Kutikula, welche in erster Linie für das Auftreten der Interferenzfarben verantwortlich zu machen ist. Durch Senken des Tubus konnte man die durch ihre Stäbchenstruktur ausgezeichnete Mosaikschicht zur Anschauung bringen. Von diesen Beobachtungen ausgehend ergibt ein Vergleich mit den Flügeldecken des ausgewachsenen Käfers, dass bei letzterem die Farbeneffekte durch das Zusammenwirken der Interferenzfarben mit den später entstehenden, in tieferen Chitinlagen lokalisierten Pigmenten zustande kommt. Bei manchen der *Cetonia aurata* verwandten Arten bleiben die Flügeldecken zeitlebens auf der Färbungsstufe der jungen Cetonien stehen, weil sich in ihrer Pigmentschicht nur wenig Farbstoff ablagert. Bei solchen Käfern kann man das Farbenspiel der Flügel dadurch wesentlich erhöhen, dass man sie unter Alkohol auf dunkelm Grund betrachtet.

Auf einen ähnlichen perlmutterartigen Bau der Emailschicht sind die Farben der Prachtkäfer (Buprestiden) zurückzuführen, von denen Verf. eine Reihe der schönsten Vertreter zu untersuchen Gelegenheit hatte. Auch hier ist es die Emailschicht, die den Metallglanz verursacht und die hier nur einen dünnen Überzug der kräftigen Flügeldecke bildet.

Während bei den im vorstehenden angeführten Käfern die Farbenerscheinungen auf dem Exoskelett großenteils durch Interferenzerscheinungen zu erklären sind und auf die Farben dünner Blättchen zurückgeführt werden können, finden wir bei *Lytta vesicatoria*, der spanischen Fliege, ein Grün, das eine typische Strukturfarbe darstellt. Die Farbe ist hier nicht durch dünne Blättchen erzeugt, sondern an Strukturverhältnisse im Flügel gebunden, die z. B. durch Einlegen der Flügel in Alkohol zerstört werden können. Der Flügel wird in Alkohol eingelegt goldbronzefarben, ohne dass eine chemische Veränderung des Pigmentes eintritt, denn an der Luft erhält der Flügel seine vorhergehende Färbung wieder zurück. Werden die getrockneten Flügeldecken dieses Käfers in Kalilauge mazeriert, so lässt sich nach 1—2 Tagen die Emailschicht abheben, die im durchfallenden Licht betrachtet, aus einem bräunlichgelben Zellmosaik zu bestehen scheint, deren

einzelne Feldchen durch helle Zwischenlinien getrennt sind. Jedes Feldchen springt uhrglasartig konvex nach außen vor.

Durch eine eigenartige Struktur der Emailschicht ist auch der helle messinggelbe Glanz auf den Flügeldecken des *Anophlognathus aureus* bedingt, der, wenn der Flügel des Käfers in verdünnte Kalilauge eingelegt wird, verschwindet. Der Flügel ist nach dieser Behandlung gelbbraun gefärbt. Die Emailschicht besteht hier aus zwei Chitinlamellen, einer sehr dünnen, durchsichtigen, farblosen äußeren Lamelle und einer ebenfalls dünnen, gelbgefärbten, mit deutlicher Zellzeichnung versehenen inneren Schicht. Zwischen den beiden Chitinlamellen befindet sich eine in diesem Fall leicht nachweisbare Luftschicht, auf deren Vorhandensein der ungewöhnlich starke Glanz des Käfers zurückzuführen ist.

Die Untersuchungen ergaben übereinstimmend, dass sich die Erscheinungen des Metallglanzes und farbigen Schillers bei Käfern durch eine gewisse schematische Einförmigkeit auszeichnen. In der Mehrzahl der Fälle findet man nämlich bei senkrechtem Aufblick die farbig schillernden Flächen kupferrot, bronzefarbig, oder in verschiedenen Nuancen gelbgrün (goldgrün) glänzend. Seltener erscheint Blau und Violett. Bei schrägem Aufblick, d. h. bei wachsendem Einfallswinkel des Lichtes macht sich dann immer ein Farbenwechsel bemerkbar, „und zwar im Sinne der Aufeinanderfolge der Spektralfarben nach ihrer zunehmenden Brechbarkeit. Bildet Rot den Ausgangspunkt, so werden in der Regel alle Farbenstufen bis Violett durchlaufen, entsprechen der ersten Ordnung der Newton'schen Farben dünner Blättchen".

Es bleibt noch fraglich, wie weit bei *Cetonia*, *Patosia* und *Anophlognathus* der stufenartige, perlmutterähnliche Bau der äußersten Lagen der Emailschicht für die Schillerfarben verantwortlich zu machen ist, oder ob es sich lediglich um Interferenz von Strahlen handelt, die an den vorderen und hinteren Begrenzungsflächen der dünnen Blättchen reflektiert werden. Am einfachsten liegen die Verhältnisse überall da, wo sich das schillernde, farblose Häutchen an der Oberfläche der Flügeldecken isolieren lässt, wie bei jungen Cetonien, oder an den zarten durchsichtigen Flügeln mancher Neuro- und Orthopteren (*Chrysopa* und die meisten Libellen). Für solche glimmerartig irisierenden Blättchen gilt die Regel, dass der Farbeneffekt in voller Schönheit nur dann hervortritt, wenn der Untergrund dunkel ist. Das dunkle Pigment in den Flügeln ist daher für die Schillerfarben nur insofern von Bedeutung, als die gefärbte Schicht den dunkeln Grund bildet, der das Sichtbarwerden der Farbenerscheinung begünstigt und auch modifiziert. Neben der äußeren farblosen Kutikularschicht trägt in verschieden hohem Maß die unter ihr liegende „Stäbchenschicht" zu der Färbung der Käfer bei. Bei den metallischglänzenden Carabiden ist

der Farbenglanz an das äußerste Häutchen allein gebunden, er verschwindet, sobald diese Grenzlamelle zerstört wird. Anders verhält es sich bei *Smaragdisthes*. Hier bewirkt in erster Linie die Stäbchenschicht in Verbindung mit ihrem gelben Pigment den grünen Schiller. Die unpigmentierte bezw. ihres Pigmentes beraubte Stäbchenschicht wirkt als „trübes Medium". Sie erzeugt auf dunkelm Grund Blaufärbung, die durch Beimischung des Pigmentgelb in Grün übergeht. Es ist interessant, dass diese Stäbchenschicht, sowohl in ihrem Bau wie auch in ihrer Wirkung in auffallender Weise an die die blaue Farbe bei Vogelfedern erzeugende Emailschicht erinnert. Verf. erwähnt ferner, dass nach den neuesten Untersuchungen von Ambronn auch bei den durch prachtvollen Metallglanz ausgezeichneten Crustaceen, den Sapphirinen, die leuchtenden Schillerfarben von dicht aneinanderliegenden prismatischen, stark reflektierenden Stäbchen verursacht werden und somit auf gleiche Ursachen, wie die metallischen Farben der Käfer zurückzuführen sind. Dem optischen Verhalten dieser Stäbchen nach zu urteilen, handelt es sich bei Käfern wie bei Sapphirinen um eine Schicht pallisadenartig dicht aneinander gerückter, optisch einachsiger, anisotroper Gebilde, die bei den Käfern jedenfalls aus Chitin bestehen. Die Schillerfarben der Sapphirinen und jene der schuppenlosen Käfer sind somit im allgemeinen auf die gleichen physikalischen Ursachen zurückzuführen.

Biedermann untersuchte des weiteren die physikalische Natur des an der Oberfläche des Chitinpanzers der Käfer reflektierten Lichtes und fand, dass in dieser Beziehung auffällige Unterschiede bestehen. In einzelnen Fällen war das zurückgeworfene Licht so gut wie gar nicht polarisiert, in andern Fällen handelte es sich um eine fast vollkommen elliptische Polarisation.

Der zweite Teil des Biedermann'schen Werkes beschäftigt sich mit den Farbeneffekten der Käfer- und Schmetterlingsschuppen.

Viel öfter als bei schuppenlosen Käfern spielen bei den schuppentragenden Formen die Interferenzerscheinungen eine Rolle, die durch dünne Luftschichten hervorgerufen werden. Dies gilt z. B. für die Färbung eines hellgrünen Rüsselkäfers, der im Juni und Juli auf Gras und Gebüsch vorkommt (*Phyllobius* sp.). Bei Lupenvergrößerung erscheint die ganze Oberfläche der Flügeldecke des Käferchens mit goldgrünglänzenden Pünktchen besät. Wird der Käfer indessen mit Alkohol benetzt, so ist keine Spur mehr von seiner früheren Färbung zu erkennen, das ganze Objekt ist dann undurchsichtig schwarzbraun. Unter stärkerer Vergrößerung beobachtet man lauter kurze, annähernd senkrecht zur Längsachse des Flügels verlaufende gelb, grün oder blaugrün glänzende Querbinden, die, wenn das Objekt mit der Längsachse in der Richtung des

einfallenden Lichtes orientiert wird, an der konvexen Oberfläche der Flügel, nach Drehung um 90° dagegen nur an der der Lichtquelle zugewendeten Fläche hervortreten, und an der anderen Seite ganz fehlen. Jede der strahlenden Querbinden verläuft über die Mitte eines konvex gekrümmten (muschelförmigen) Schüppchens. Jedes Querband wird durch eine Anzahl dunkler Linien, die Rippen der Schuppe, in Striche aufgelöst, die parallel der Schuppenachse nebeneinander liegen. Die Farbe der schillernden Bänder ist, wie auch bei den schuppenlosen Käfern, von dem Einfallswinkel des Lichtes abhängig und so kommt es, dass an den konvexen Oberflächen der Flügeldecken, wo das Licht senkrecht einfällt, gelbgrün, an den schräg abfallenden Seitenflächen, wo der Neigungswinkel des Lichtstrahles größer ist, blaue Farbentöne vorherrschen.

Die isolierten Schuppen erscheinen auch im durchfallenden Licht intensiv gefärbt und zwar im allgemeinen komplementär zu ihrer Farbe, die sie im reflektierten Licht besitzen. Nach völliger Imbibition mit irgendeiner Flüssigkeit werden dieselben farblos bezw. blassgelblich, da die als dünnes Blättchen wirkende, in der Schuppe eingeschlosene Luftschicht verdrängt wird. Wie bei *Phyllobius* so bilden auch pigmentierte lufthaltige Schuppen die Ursache der Färbung des brasilianischen Käfers *Entimus imperialis*. Die Farben der einzelnen Schüppchen sind hier gewöhnlich sehr verschieden und oft stoßen auf einer Schuppe komplementäre Farbenbezirke aneinander und sind von unregelmäßig gezackten Grenzlinien eingefasst. So kann die Schuppe in eine vordere oder hintere Hälfte, oder aber in durch schräge Linien getrennte Bezirke getrennt werden. Verf. erklärt diese Verschiedenheit in der Färbung der Schuppenbezirke durch die dünnere oder dickere Luftschicht, die von den Schuppenmembranen eingeschlossen werden. Wird die Luftschicht im Innern der Schuppen durch ein anderes Mittel, durch Alkohol oder Glyzerin ersetzt, so verlieren die Schuppen ihre Färbung im auffallenden Licht nicht vollkommen, dieselbe wird nur schwächer.

Eine dünne Luftschicht in den Schuppen erzeugt auch bei *Hoplia coerulea* das schöne metallische Blau.

Der Betrachtung der lufthaltigen Käferschuppen reiht Biedermann eine Besprechung der Farbeneffekte bei lufthaltigen Schmetterlingsschuppen an.

Bei den weißen perlmutterglänzenden Schuppen der *Argynnis Lathonia* fand er, dass die Luft einerseits in den, hohle Röhren oder Kanäle darstellenden Rippen der oberen (äußeren) Schuppenlamelle, andererseits aber in dem dünnen flachen Hohlraum zwischen beiden Lamellen enthalten ist. Durch Alkohol kann die Luft in den Schuppen verdrängt werden und es werden alsdann die Schuppen

farblos und durchsichtig wie Glas, unter dem Mikroskop bemerkt man aber dunkle Pigmentkörner, die sich besonders dicht in der Nähe der Schuppenwurzel befinden. Wie bei fast allen schillernden Schmetterlingsschuppen, so ist auch hier für starke Lichtreflexion die Orientierung der Schuppe in bezug auf die Einfallsrichtung des Lichtes von wesentlicher Bedeutung. Der Silberglanz ist am stärksten, wenn die Schuppenachse dem Fenster parallel läuft und er verschwindet fast gänzlich, wenn man das Präparat in der Ebene des Objekttisches um 90° dreht. Auf dieselbe Ursache ist der viel lebhaftere Silberglanz der die Unterseite, namentlich der Hinterflügel zierenden Flecken, bei *Dione moneta* aus Kolumbien zurückzuführen. Seltener wie Silberglanz ist bei den Schmetterlingsschuppen Goldglanz. Am schönsten wurde derselbe bei *Plusia chrysitis*, einer Noktuide aus Anasia, beobachtet. Der Goldglanz wird hier durch die total reflektierende Luftschichten in Verbindung mit der gelben Eigenfarbe der Schuppenmembranen hervorgerufen. Der Glanz des unserem Dukatenfalter verwandten *Polyommatus ochimus* wird auf dieselbe Weise erzeugt. Bei den blauen Schuppen von *Lycaena bellargus* rührt der Farbenglanz ebenfalls von interferierenden Luftschichten her, deren Farbenpracht dadurch erhöht wird, dass die Schuppen auf einem dunkeln Grund, den pigmentierten Grundschuppen ruhen. Die blaue Farbe wird indessen nicht gleichmäßig von der Schuppe zurückgestrahlt, dieselben gewähren vielmehr ein Aussehen, als wären sie mit einem lebhaft blauglänzenden Staub bedeckt, was auf eigenartige Strukturen der Schuppenmembran zurückzuführen ist. Werden die Schuppen von Alkohol imbibiert, so ändert sich ihre Farbe in Grün. Häufig ist es auch die Schuppenform, die die Farbeneffekte erheblich beeinflusst. So z. B. bei *Amblypodia Tamiris*, wo die Oberfläche der Schuppe wellig gefaltet ist. Dreht man den auf dem Objekttisch liegenden Flügel langsam in der Richtung des Uhrzeigers, so sieht man das Blau sich rasch mehr und mehr verdunkeln, aber nicht gleichmäßig auf der ganzen Schuppenoberfläche. Es treten vielmehr parallel der Schuppenachse abwechselnd dunkle und hell leuchtende, ziemlich breite Streifen auf, was nur auf eine verschiedene Reflexion der Lichtstrahlen an den Wellenrücken und in den Wellentälern zurückzuführen ist. Noch auffälliger ist die Beziehung der Schuppengestalt zur Schuppenfärbung bei *Diorhina perianda*, hier zeigt sich, dass der Einfallswinkel der Lichtstrahlen nicht nur für die Farbe, sondern auch für die Intensität des reflektierten Lichtes von Bedeutung ist, und dass schon sehr geringe Niveaudifferenzen genügen, um die Reflexionserscheinungen wesentlich zu schwächen oder zu verstärken.

In bezug auf die Natur ihrer Schillerfarben schließen sich die tropischen Papilioniden und namentlich die Morphiden ebenfalls

den Lycaeniden an. Am kompliziertesten sind die optischen Ursachen, die die Farben des *Morpho peleides* hervorrufen. Es befinden sich hier ausnahmsweise zwei Lagen in verschiedenen Farben schillernder Schuppen übereinander. Unter den schillernden Schuppen ist noch eine dritte Lage dunkel pigmentierter Grundschuppen. Dementsprechend ist auch der Schiller unter den verschiedenen Bedingungen sehr wechselnd, wenn auch weniger prächtig und gesättigt in der Farbe wie bei anderen Morphiden.

Im einzelnen stellen die Oberschuppen durchsichtige stark gewölbte Elemente dar, die etwa die Form einer halben Wallnussschale besitzen und an der Oberfläche stark vorspringende hohle lufthaltige Rippen tragen, die sich leicht stellenweise ablösen. Im vorderen Drittel sind die Schuppen besonders stark nach unten abgebogen. Bei schwacher Vergrößerung erscheinen diese lufthaltigen Rippen im durchfallenden Lichte blau; wo sie fehlen, oder nicht lufthaltig sind, tritt dagegen ein gelblicher Farbenton hervor. Die Schuppen der zweiten Lage unterscheiden sich in ihrem Bau nicht wesentlich von den blau schillernden Schuppen anderer Morphiden. Jede einzelne Schuppe ist wie ein Hohlziegel geformt, d. h. um ihre Längsachse flach gebogen. Da, wie bereits erwähnt, Farbe und Glanz der schillernden Schuppen wesentlich durch den Einfallswinkel des Lichts beeinflusst wird, so ist es selbstverständlich, dass bei unebenen Schuppen auch die Farbeneffekte mit jeder Lageänderung des Flügels andere werden. Bei den Morphoarten mit hohlspiegelartig gebauten Schillerschuppen sind die Flügel in zwei Lagen glanzlos und in zwei andern glänzend. Wenn nämlich die Flügel des Falters so orientiert werden, dass der Flügelvorderrand dem Fenster zugekehrt ist (Lage II), so erscheint die Flügelfläche gleichmäßig strahlend blau, während sich die beiden weißen Fleckenbinden mit einem rosaroten Hauch überziehen. Derselbe Farbeneffekt wird erzielt, wenn wir den Schmetterling im Sinne des Uhrzeigers um 180° drehen (Lage IV). Ist dagegen Flügelwurzel (Lage I) oder Flügelspitze (Lage III) dem Fenster zugekehrt, so macht der prächtige blaue Schiller einer glanzlosen Braunfärbung Platz. Bei *Morpho peleides* fehlt nun das Intensitätsmaximum des gespiegelten Lichtes in den Lagen II und IV, weil hier die den Schillerschuppen der übrigen *Morpho*-Arten entsprechenden Elemente der zweiten Schuppenlage in den Hauptlagen II, III und IV dunkel erscheinen, in Lage IV mit einem noch deutlichen blauen Schimmer. Die tiefere Schuppenlage von *M. peleides* ist nur nahe der Lage I intensiv blau gefärbt. Die Oberschuppen reflektieren in den verschiedenen Lagen abwechselnd grünliches oder blaugrünliches Licht. Infolge der besonderen Form und Lage der Schillerschuppen tritt also bei diesem Schmetterling des für die Morphiden sonst so charakteristische strahlende Blau mehr in den Hintergrund,

so dass es nur unter besonderen Bedingungen den Sieg über den grünlichen Schiller der Oberfläche davonträgt.

Wie bei den Lycaeniden, so schillern auch die Flügel der *Morpho*-Arten, wenn sie unter Alkohol gebracht werden, und zwar von Grün durch Blau zu Violett, vorausgesetzt, dass das Licht unter immer größerem Einfallswinkel die reflektierende Fläche trifft. Dieser Schiller ist bei *Morpho* noch weit farbenprächtiger wie bei Lycneniden. Bei *M. rhetenor* folgen sich die Farben von Grün durch alle Nuancen des Blaugrün zum Blau bis zu einem prächtigen gesättigten Violett. Bei *M. peleides*, wo sich beide Schuppenlagen an dem Schiller zu beteiligen scheinen, treten außer den grünen auch noch purpurne, sowie rein rote und gelbe Töne auf.

Meistens ist bei unebeneren Schmetterlingsschuppen die Schuppenfläche derart gekrümmt, dass sich das vordere Schuppenende nach hinten und unten, d. h. nach dem Außenrand des Flügels zu, mehr oder weniger umgebogen zeigt. Viel seltener scheint das Umgekehrte der Fall zu sein, das z. B. bei *Euploea deione* zutrifft. Bei *Euploea dione* schillern nur die Vorderflügel dunkelblau und zwar bei geradem Aufblick ausschließlich in der ersten Flügelhauptlage, d. h. wenn der freie Außenrand der Flügel vom Fenster abgekehrt ist. In keiner andern Stellung ist bei genau horizontaler Flügellage Schiller zu beobachten. Dieses Verhalten lässt sich darauf zurückführen, dass die breiten schaufelförmigen Schillerschuppen nach vorne, d. h. nach der Flügelwurzel hin umgebogen sind und zwar besonders stark am Flügelvorderrand. Außerdem ist jede Flügelschuppe schräg von der Flügelebene aufgerichtet, so dass die Schuppenfläche nach der Schuppenwurzel hingeneigt verläuft. Ähnlich verhält es sich bei den Männchen von *Hypolymnus bolina*, das auf jedem der vier ganz dunkelbraunen Flügeln in der Mitte einen weißen, von einem mattblau schillernden Hof umgebenen Fleck besitzt. Auch der Schiller unserer einheimischen *Apatura*-Arten ist auf Rechnung der nach oben umgebogenen Schuppen zu schreiben, wie bereits B. Walter erkannt hatte, und nicht, entsprechend der Annahme Spuler's durch die Schuppenskulptur zu erklären. Manchmal, wie z. B. bei *Apatura cherubina* sind die schillernden Farbeneffekte dadurch noch komplizierter, dass die Schuppen in verchiedener Weise gekrümmt und zur Flügelachse verschieden gestellt sind. Da wo bei Schmetterlingen grüner Schiller angetroffen wird, entsteht er oft aus einer Kombination des optischen Blau mit gelben oder rotgelben Pigmentfarben. Es sind namentlich verschiedene Papilioarten, die hierfür Belege abgeben.

Bei *Ornithoptera pegasus*, deren Hinterflügel in jeder horizontalen Lage mattgrün erscheinen, sind die einzelnen Deckschuppen im auffallenden Licht grasgrün, im durchfallenden blutrot gefärbt, und man erhält bei stärkerer Vergrößerung betrachtet, den Ein-

druck, als ob diese blutrote Färbung von körnigen Einlagerungen herrührte, während die Grundsubstanz der Schuppenmembran homogen gelbgefärbt erscheint. Es zeigt sich indessen bei näherer Untersuchung, dass die roten Körnchen nichts anderes darstellen, wie kleine Bezirke der oberen Schuppenmembran, welche im auffallenden Licht grün schillern und daher im durchgehenden Licht komplementär rot erscheinen.

Die mannigfachen und unvergleichlich glänzenden Schillerfarben von *Urania croesus* verdanken ihr Zustandekommen nur zum allerkleinsten Teil dem Zusammenwirken von optischen und Pigmentfarben. Die Vorderflügel dieses Schmetterlings sind blau und unten schwarz und grün gebändert. Bei geradem Aufblick geht das Grün in Rötlichgelb, bei schräger Betrachtung in Blaugrün oder Blau über. Auf den Hinterflügeln sind außer diesen Farben noch ein bei Schmetterlingen sonst sehr seltenes glänzendes Gelbrot, sowie Hellgelb und Violett vertreten. Immer bestätigt sich die Regel wieder, dass mit zunehmendem Einfallswinkel des Lichtes die Farben sich in der Richtung von dem weniger brechbaren, roten Ende des Spektrums nach dem brechbareren, dem violetten Ende verschieben. Wie bei vielen schillernden Käfern so durchlaufen hier einzelne Stellen unter den erwähnten Umständen fast die ganze Reihe der Spektralfarben. Form und Lage der Schuppen zur Flügelebene bedingen auch hier eine außerordentliche Mannigfaltigkeit der Farbenänderung, wenn sich beim Drehen des Objekttisches die Schuppen in immer wechselnder Lage dem Licht darbieten. Auch hier kann durch einen Tropfen Alkohol, der von den Schuppen sehr rasch aufgenommen wird, momentan aller Farbenglanz vollkommen erlöschen, um erst nach dem Trocknen wiederzukehren. Im durchfallenden Licht erscheinen die Schillerschuppen von *Urania croesus* schön grün, sie tragen an ihrer Oberfläche zahlreiche, sehr scharf ausgeprägte, aber ziemlich weit voneinander abstehende Längsrippen, die eine Art Katenulierung zeigen. Die Zwischenräume erscheinen völlig homogen durchsichtig und man kann sich davon überzeugen, dass von ihnen im durchfallenden Licht und ebenso bei auffallender Beleuchtung die Farbe ausgeht.

Ähnliche Verhältnisse wie bei Käfern und Schmetterlingen traf Verf. auch bei schillernden Vögeln an, z. B. bei Kolibris. Auch hier war der prächtige farbige metallische Schiller auf Interferenzerscheinungen zurückzuführen, die sich an den Fiederchen vollziehen. Jedes Fiederchen der Kolibrifeder stellt eine nach vorne spitz zulaufende Hohlrinne dar, die so um die Längsachse gedreht ist, dass ihre Höhlung nach vorne, ihr konvexer Rücken nach hinten der Federwurzel zugekehrt ist. Längs der Mitte des Rückens verläuft ein etwas zugeschärfter Kiel, von dem nach beiden Seiten die dünnen membranösen Wände der Hohlrinne aufsteigen. Die-

selben sind durch schief verlaufende Querlinien in rhombische Felder geteilt, die den Eindruck platter Zellen machen und im durchfallenden Licht Einlagerungen von körnigem, bräunlichgelbem Pigment erkennen lassen. Da nun ausschließlich die konvexe äußere Fläche der Rinnenwände schillert, so ist es verständlich, warum nur in gewissen Lagen der Feder farbiger Schiller bemerkbar ist. Es verhält sich hier genau so wie bei den Schmetterlingsschuppen, die, wie z. B. bei *Apatura cherubina*, ebenfalls Hohlrinnen darstellen. Im durchfallenden Licht zeigen auch die schillernden Federn komplementäre Farben. Während bei Schmetterlingsschuppen die Schillerfarben nach Zusatz von Alkohol zu schwinden pflegen, so beobachtet man bei den Kolibrifedern zunächst keine Farbenänderung. Bleiben die Federn indessen längere Zeit in Glyzerin, so tritt an Stelle metallischgrünen Schillers solcher von tiefroter Farbe, während sich vorher rotgefärbte Stellen in blaue und blaue in grüne verwandeln.

Überblicken wir nochmals die Gesamtheit der uns von Biedermann mitgeteilten Resultate, so sehen wir, dass die Schillerfarben bei Käfern, Schmetterlingen und Vögeln (Kolibri) auf Interferenzerscheinungen zurückzuführen sind und dass die glänzenden Farbeneffekte nicht, wie es von Walter angenommen wurde, von der Gegenwart eines Schillerstoffes abhängen. Die Interferenz der Lichtstrahlen wird entweder durch dünne Chitinplättchen — schuppenlose Käfer — oder aber durch dünne Luftschichten, die die Hohlräume der Schuppen und Fiederchen erfüllen, bedingt. Je nachdem verhalten sich die schillernden Organe auch verschieden bei Benetzung. Die durch Chitinlamellen hervorgerufenen Schillerfarben verschwinden nicht, wenn die Flügeldecke z. B. in Alkohol gebracht wird, es tritt auch keine wesentliche Änderung in dem Farbenton des Schillers ein. Handelt es sich dagegen um eine interferierende Luftschicht, so geht der Schiller unter Alkohol verloren, weil letzterer in die Hohlräume der Schuppen leicht eindringt und die Luft daraus verdrängt. Eine Mittelstellung nehmen die Schillerfarben der Vogelfedern (Kolibri) und einiger Schmetterlingsschuppen ein, die erst bei längerer Einwirkung des Benetzungsmittels ihren Farbenton ändern. **M. v. Linden (Bonn).**

Kaserer, H. Über die Oxydation des Wasserstoffes und des Methans durch Mikroorganismen.

Ztschr. f. d. landwirtschaftl. Versuchswesen in Österreich. Jahrg. 1905.

Verfasser beobachtete die höchst auffallende Tatsache, dass in Gärkölbchen, die mit einer bestimmten Nährlösung (0,1% NH_4Cl, 0,05% K_2HPO_4, 0,2% $MgSO_4$, 0,1% $NaHCO_3$, Spur $FeCl_3$) beschickt

und mit etwas Boden beimpft waren, ein langsamer Verbrauch von in den geschlossenen Schenkel eingeführtem Wasserstoffgas stattfand. Obzwar es nicht gelang, Reinkulturen von Mikroorganismen zu gewinnen, so kann die Beteiligung von Lebewesen an der Erscheinung kaum zweifelhaft sein; denn fortgesetzte Übertragung hatte stets den gleichen Erfolg, welcher ohne Impfung ausblieb, ebenso aber auch ausblieb, wenn an Stelle der Nährlösung nur destilliertes Wasser gegeben wurde; auch gelang es, durch wiederholte Beigabe von Wassertoff, eine dichte Bakterienhaut auf der inneren Wasseroberfläche der Gärkölbchen heranzuzüchten. Da die Erscheinung sich nur bei Sauerstoffzutritt zeigt, so dient der Wasserstoff hier wohl als Atemmaterial, während der Kohlenstoffbedarf aus Kohlensäure gedeckt wird.

Die als Ursache der beobachteten Vorgänge anzunehmenden Mikroorganismen erfordern in dreifacher Hinsicht unser Interesse. Erstens bilden sie eine neue Gruppe chlorophyllfreier, dabei aber autotropher Organismen, deren wir bisher nur die Nitrifikationsbakterien und gewisse Schwefelbakterien (nur ein Teil dieser ist autotroph) kannten. Zweitens reihen sie sich den nitrifizierenden und den Schwefelbakterien als eine dritte Klasse von Wesen an, die nicht, wie alle anderen, Kohlenstoffverbindungen veratmen; an Stelle dieser tritt für die Atmung bei den einen Stickstoff, bei den anderen Schwefel, bei der neuen Gruppe der Wasserstoff. Drittens erhalten wir durch die vorliegenden Beobachtungen eine wenigstens teilweise Antwort auf die Frage, was aus dem bei der anaëroben Fäulnis und Gärung (insbesondere bei der Buttersäuregärung) entweichenden Wasserstoff wird; zum Teil wird dieser zweifellos in die Atmosphäre abgeschieden, je nach Umständen wird aber ein größeres oder geringeres Maß, zugleich mit der freiwerdenden Kohlensäure, alsbald wieder von den fraglichen Mikroben aufgenommen und ihrem Stoffwechsel dienstbar gemacht. Dem Boden bleibt somit ein gewisser Teil von organischer Substanz bewahrt, der ohne jene Mikroben verloren gehen würde.

Am ausgiebigsten wurde die Erscheinung nach Impfung mit Bracheboden beobachtet; hier, wo durch lebhafte Zersetzung von Pflanzenresten Wasserstoff und Kohlensäure gebildet werden, können sich vermutlich die fraglichen Organismen besonders stark vermehren.

Nach derselben Methode wurde auch die Existenz Methan zersetzender Bakterien wahrscheinlich gemacht; das Methan würde denselben auch als Kohlenstoffquelle dienen.

Die Nitrifikation konnte in den Kulturen stets erst dann einsetzen, wenn der Wasserstoff bezw. das Methan vollständig verbraucht war. **Hugo Fischer** (Berlin).

— — —

Müller-Pouillet's Lehrbuch der Physik und Meteorologie.

Zehnte umgearbeitete und vermehrte Auflage. Unter Mitarbeitung von O. Lummer, A. Wasmuth, J. M. Pernter, Karl Drucker, W. Kaufmann, A. Nippoldt, herausgegeben von Leop. Pfaundler.

Erster Band. Mechanik und Akustik, bearbeitet von L. Pfaundler. Gr. 8. XVII und 801 Seiten und 841 Figuren. Braunschweig. Vieweg u. Sohn. 1905. 1906.

Zur Bearbeitung dieser neuesten Auflage des allbekannten Lehrbuchs, dem schon viele Generationen von Physikern und Biologen eine etwas eingehendere Kenntnis der Physik verdanken, als sie die kürzeren Lehrbücher vermitteln können, hat sich Herr Pfaundler mit den oben genannten Gelehrten verbunden. Er selbst hat den ersten Band übernommen, und auch diesen nur, nachdem v. Wild, welchem die Verlagshandlung zuerst die Neubearbeitung des Werkes übertragen hatte, über der Arbeit gestorben war. Aus der Bearbeitung Wild's hat Herr Pf. Teile des metrologischen Abschnittes übernommen, welchen der Verstorbene, seiner persönlichen Neigung entsprechend, sehr sorgfältig und ausführlich behandelt hatte. Im übrigen ist er mehr seiner früheren Darstellungsart gefolgt, so dass die vorliegende Auflage sich nicht wesentlich von der neunten unterscheidet. Die Darstellungsart ist bekannt genug. Sie geht mehr auf die genauere Beschreibung von Untersuchungsmethoden und Apparaten aus, wobei freilich die logische Entwickelung der einzelnen Tatsachen auseinander, durch welche erst die ganze Lehre zu einer Wissenschaft erhoben wird, etwas zu kurz kommt. Wegen der Bekanntheit der früheren Auflagen muss ich mich auf diese kurze Anzeige beschränken, kann jedoch eine Bemerkung nicht unterdrücken. Auf S. 714 werden die Zungenwerke mit membranösen Zungen als „Lippenpfeifen" bezeichnet, während vorher (S. 619) dieser Name ganz richtig für die bekannten Orgelpfeifen gebraucht wird und später (bei Besprechung des menschlichen Kehlkopfs S. 774) der freilich auch nicht ganz richtige Ausdruck „membranöse Zungenpfeifen" vorkommt. Die folgenden von den neuen Mitarbeitern zu besorgenden Bände werden vielleicht Gelegenheit geben, auf besondere Eigenheiten derselben einzugehen. Da es lauter wohlbekannte, um die einzelnen Zweige, welche sie bearbeiten sollen, wohlverdiente Forscher sind, ist das Beste von ihnen zu erwarten. So wird denn das Buch auch weiter dazu beitragen, die Kenntnis der Physik bei Studierenden, Lehrern an Mittelschulen und bei solchen, welche von ihr Anwendung zu machen haben, auszubreiten. Die physikalische Literatur ist bis auf die neuesten Erscheinungen berücksichtigt worden, wie u. a. daraus hervorgeht, dass die neue Quecksilberpumpe, welche Herr Gaede auf der Naturforscherversammlung zu Meran demonstriert hat, in einem Nachtrag beschrieben wird. J. R.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVI. Bd. **1. April 1906.** **№ 7.**

Inhalt: Loew, Bemerkungen zu W. Burck's Abhandlung über die Mutation als Ursache der Kleistogamie (Schluss). — Salensky, Über den Vorderdarm des *Polygordius* und des *Saccocirrus*. Artom, Note critiche alle osservazioni del Loeb sull' *Artemia salina*. — Piepers, Über die sogenannten „Schwänze" der Lepidopteren. — Ernst, Einige Beobachtungen an künstlichen Ameisennestern. — Wiesner, Jan Ingen-Housz. Sein Leben und sein Wirken als Naturforscher und Arzt. — Driesch, Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre. — Kleinpeter, Die Erkenntnistheorie der Naturforschung der Gegenwart. — Vogler, Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde.

Bemerkungen zu W. Burck's Abhandlung über die Mutation als Ursache der Kleistogamie.

Von E. Loew.

(Schluss.)

Primulaceae: Anagallis arvensis und *Centunculus minimus* (Blüten periodisch sich schließend und pseudokleistogam nach Hansgirg). — *Lysimachia nemorum* schließt ihre Blüten bei Regenwetter und befruchtet sich dann selbst (nach Kerner). Vgl. auch die Beobachtungen Kirchner's[1]), der Nektarabsonderung an der im Sonnenschein geöffneten Blüte feststellte.

Liliaceae: Gagea pratensis hat (nach Hansgirg) periodisch sich schließende Blüten und bestäubt sich nach Warnstorf[2]) in geschlossenem Zustande leicht auf autogamem Wege. — Desgl. andere Arten von *Gagea* (nach Hansgirg).

1) Kirchner. Mitteil. über die Bestäubungseinrichtung der Blüten III. Stuttgart 1902, S. 12—13.

2) C. Warnstorf. Blütenbiologische Beobachtungen aus der Ruppiner Flora im Jahre 1895. Verh. d. Bot. Ver. Prov. Brandenburg, XXXVIII, S. 57.

Iridaceae: Sisyrinchium anceps. Die Blüten sind nach Hansgirg ephemer und pseudokleistogam; ich sah sie von einer winzigen Apide besucht[1]).

Juncaceae: Bei dieser Familie ist nach Buchenau's[2]) eingehenden Untersuchungen Ephemerie der Blüten sehr verbreitet. Zugleich ist ein besonderer Mechanismus am Blütenboden, bisweilen auch an der Innenseite der Staubblätter und der Basis der Perigonblätter, ausgebildet, der die Blütenöffnung bewirkt. Trotz der meist kurzen Dauer der Anthese sind die meisten Arten im Anfangsstadium des Blühens ausgezeichnet protogyn; auch wird die Fremdbestäubung durch das eigentümliche, von Buchenau beschriebene Blühen „in Pulsen" begünstigt. Mittelstufen zwischen Chasmogamie und Kleistogamie beobachtete P. Ascherson bei *Juncus bufonius;* Buchenau fand auch *J. capitatus* und vielleicht *J. pygmaeus* kleistogam blühend.

Gramineae: Auch bei dieser Familie liegen bekanntlich in dem Schwellkörper der Lodiculae spezifische Einrichtungen zum Öffnen der Spelzen vor und ebenso sind zahlreiche Arten durch kurze Dauer der Anthese ausgezeichnet. Kleistogamie bezw. Pseudokleistogamie wurde nicht bloß bei einzelnen Getreidevarietäten (*Triticum spelta, Hordeum zeocriton, H. distichum* u. a.), sondern auch bei wildwachsenden Gräsern (*Stipa*-Arten nach Godron, *Hordeum murinum* u. a.) beobachtet[3]).

Die Durchsicht des obigen Verzeichnisses[4]) macht ersichtlich, dass hier zwei ganz verschiedenartige Vorkommnisse zu unterscheiden sind, nämlich einerseits solche Blüten, in denen bei Blütenschluss notwendigerweise Autogamie eintritt, und andererseits Blüten, die ursprünglich für Fremdbestäubung veranlagt sind und bei denen der Blütenschluss nur dann zu Selbstbestäubung führt, wenn die Fremdbestäubung unterblieb und die Blüteneinrichtung z. B. durch inzwischen veränderte Lage der Bestäubungsorgane wie in dem Fall von *Gentiana utriculosa* zu Autogamie übergegangen ist. Eine obligatorische Verknüpfung zwischen Blütenschluss und ausschließlicher Autogamie, wie sie Burck annimmt, liegt also für die letztere Kategorie von Blüten gar nicht vor. Es kann z. B. eine protogyn eingerichtete, nur für

1) Blütenbiolog. Beiträge. Pringsh. Jahrb. XXIII (1892), S. 250.

2) Fr. Buchenau. Über die Bestäubungsverhältnisse bei den Juncaceen. Pringsh. Jahrb. XXIV, 1892, S. 363—424.

3) Vgl. meine Blütenbiologische Floristik. Stuttgart 1894, S. 365—373.

4) In den Listen Hansgirg's sind noch zahlreiche andere Arten, z. B. aus den Familien der Nymphaeaceen, Cruciferen, Malvaceen, Geraniaceen, Elatinaceen, Hypericaceen, Convolvulaceen, Polemoniaceen, Hydrophyllaceen, Pontederiaceen, Commeiinaceen u. a. angeführt, die gamotropisch und zugleich pseudokleistogam sind.

wenige Stunden sich öffnende Blüte einer *Juncus*-Art während der Zeit ihrer Öffnungsperiode durch den Wind auf allogamen Wege bestäubt werden und sich dann schließen, wobei der Blütenschluss ganz ohne Einfluss auf die Art der Befruchtung bleibt. Tritt zufälligerweise keine Kreuzung ein und schließt sich dann die ephemere Blüte für immer, ist Selbstbestäubung ihr letzter Ausweg, um zu Fortpflanzung zu gelangen. Besitzt sie dagegen die Fähigkeit des periodischen Schließens und Öffnens, kann sie immer noch während einer Öffnungsperiode Kreuzbefruchtung erfahren. Nur die vorauseilende oder wenigstens sehr frühzeitige, gleichzeitige Reife der Bestäubungsorgane sowie auch deren möglichst nahe Lage ist für den Eintritt ausschließlicher Selbstbestäubung der eigentlich ausschlaggebende Faktor. Es dürfen daher periodisch sich schließende oder ephemere Blüten, für die jenes Merkmal nicht zutrifft, auch nicht als pseudokleistogam gelten, wie dies von manchen Autoren ohne weiteres angenommen wird, die jede abnorm geschlossene Blüte ohne nähere Untersuchung als autogam befruchtet betrachten.

Je mehr die äußeren Lebensverhältnisse an einer Pflanze mit periodisch sich schließenden oder ephemeren Blüten, die zugleich für allogame und autogame Bestäubung eingerichtet sind — z. B. durch ausreichend hohe Temperatur, größere Zahl wolkenloser und regenfreier Tagesstunden, schwache und warme Winde, reichlichen Insektenbesuch u. s. w. —, Fremdbestäubung begünstigen, desto mehr wird eine solche Pflanze auch die durch Blütenschluss herbeigeführte Autogamie entbehren können. Ein ganz anderes Bild ergibt sich aber unter ungünstigen Lebensverhältnissen, mögen sie nur lokal und vorübergehend sein oder durch die geographische Lage bedingt, auf größeren Gebieten und dauernd zur Herrschaft gelangen. Jetzt greift der abnorme Blütenverschluss als Schutzmittel ein, die Perianthblätter zahlreicher periodisch sich schließender und ephemerer Blüten unterlassen die Öffnungsbewegung, und die Bestäubung findet schließlich trotz der ursprünglich allogamen Anlage doch auf autogenetischem Wege statt — eine ökologische Änderung, die sich schließlich nicht nur auf einzelne, sondern auf sämtliche Blüten eines kleineren oder größeren Gebiets erstrecken kann, soweit sie die in Rede stehenden Blütenverschlusseinrichtungen überhaupt besitzen.

In letzterer Hinsicht sind besonders solche Fälle wichtig, in denen ein andauerndes Geschlossenbleiben von sonst periodisch geöffneten oder ephemeren Blüten festgestellt werden konnte. So fand P. Magnus[1]) von *Spergularia salina* bei Kissingen nur Exemplare mit geschlossener, blassgefärbter Krone und offenbarer Nei-

1) Sitzungsber. Gesellsch. naturforsch. Freunde zu Berlin 1888, S. 29—32.

gung zu Kleistogamie, während die Pflanze von P. Ascherson[1]) in Ägypten, von Mac Leod[2]) in Belgien und von mir bei Stassfurt auch mit normal geöffneten Blüten und ausgebreiteten, rosa gefärbten Kronblättern beobachtet wurde; Hansgirg[3]) führt den Fall auf Wärmeempfindlichkeit der Blüten zurück. A. Schulz[4]) konstatierte die tatsächlich eintretende Selbstbestäubung in den meist geschlossenen Blüten. Der letztgenannte Beobachter[5]) vermochte auch von *Sagina Linnaei* var. *micrantha* am kleinen Teich im Riesengebirge während einer Zeit von 16 Tagen keine einzige, offene Blüte aufzufinden, obgleich die Exemplare reichlich Frucht angesetzt hatten; ich fand die Blüten der großblütigen Form ebenso wie A. Schulz[6]) bei Halle, in den Vormittagsstunden im Juli 1898 bei Mittelberg in den Allgäuer Alpen sternförmig geöffnet und an den episepalen Staubblättern stark nektarabsondernd. Noch viel ausgeprägtere Verhältnisse gleicher Art fand E. Warming[7]) in Grönland und auf dem Dovrefjeld in Norwegen; er beobachtete ausschließliche Selbstbestäubung, die vielfach schon in der geschlossenen Knospe — ähnlich wie bei der vorhin beschriebenen *Stellaria pallida* — stattfand, bei folgenden Alsineen: *Sagina nodosa*, *Alsine biflora*, *A. stricta*, *A. groenlandica*, *Cerastium trigynum* und *C. alpinum;* die offenen Blüten letzterer Art sahen Holmgren[8]) und Eckstam[9]) dagegen auf Spitzbergen von Fliegen und kleinen Ichneumoniden besucht. Auch in Grönland sind es vorzugsweise die Blüten der Alsineen mit ihren für Licht und Wärme besonders empfindlichen Öffnungsmechanismen, die unter der Ungunst der Wetter- und Standortsverhältnisse zu Pseudokleistogamie mit ausgedehnter, lokaler Verbreitung übergehen. Vielleicht gehört der merkwürdige, früher erwähnte Fall von *Gentiana Andrewsii* in Nordamerika gleichfalls hierher, der wegen der in der Blüte unzweifelhaft möglichen Fremdbestäubung die Unzulänglichkeit des von Burck für die kleistogamen Blüten aufgestellten Einteilungsprinzips schlagend dartut.

Um nicht missverstanden zu werden, will ich hier ausdrücklich

1) A. a. O. S. 30.

2) A. a. O. S. 30.

3) A. Hansgirg. Physiolog. Untersuchungen, S. 30.

4) A. Schulz. Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. I. Kassel 1888, S. 16.

5) A. Schulz. Sitzungsber. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin 1888, S. 51.

6) A. Schulz. Beiträge etc. II. 1890, S. 39.

7) E. Warming. Om Caryophyllaceernes blomster. Botan. Forenings Festskrift, 1890, p. 194—296.

8) Holmgren. Bidrag till kännedomen om Beeren Eilands och Spetsbergens Insekt-Fauna. Stockholm 1869, p. 20 u. 23.

9) Eckstam. Einige blütenbiologische Beobachtungen auf Spitzbergen. Troms. Museums Aarshefter XX, 1898, p. 26.

darauf hinweisen, dass die Pseudokleistogamie durchaus nicht in allen Fällen mit gamotropischen Eigenschaften der Perianthblätter Hand in Hand geht. Dass aber diese Verknüpfung in zahlreichen Fällen besteht, ist aus den oben mitgeteilten Tatsachen mit Sicherheit zu schließen, und das wirft immerhin ein gewisses Licht auf die Entstehungsursache der induzierten Kleistogamie mindestens bei denjenigen Pflanzen, die die Einrichtungen des periodischen Schließens, bezw. des ephemeren Blühens und parallel damit auch die voreilende, gleichzeitige Reife der Bestäubungsorgane von ihren Vorfahren ererbt haben.

Die Frage, inwieweit die bestimmte, geschlossen bleibende oder sich öffnende Blütenform bei einer kleistogam-chasmogam blühenden, wildwachsenden Pflanzenart unter normalen Lebensbedingungen als fixiert und vererbbar zu betrachten ist, muss ich hier bei Schluss meiner kritischen Auseinandersetzungen als eine noch offene bezeichnen. Es veranlasst mich dazu außer einigen schon im Vorhergehenden mitgeteilten Erwägungen besonders das tatsächliche Vorkommen von zwei im vorigen nicht näher erörterten Kategorien kleistogamer Pflanzen, die Burck ohne schärfere Unterscheidung mit den kleistogamen Pflanzen in gewöhnlichem Sinne vermengt hat.

Eine Ausnahmestellung nehmen zunächst solche Arten ein, bei denen die chasmogame und die echtkleistogame Form deutlich und unzweifelhaft getrennte, geographische Areale inne haben, wie dies zwar nicht bei *Juncus bufonius, Leersia oryzoides* und anderen von Burck angeführten Beispielen, wohl aber bei mehreren Arten von *Vandellia* und *Ilysanthes*[1]) — wenigstens nach den bisherigen Ermittelungen — der Fall zu sein scheint. Hier lässt sich vielleicht die Frage entscheiden, ob die kleistogame Form unter normalen Lebensbedingungen ebenso wie unter abnormen vollkommen fixiert ist oder nicht.

Eine zweite Kategorie von noch zweifelhaften Ausnahmefällen bilden solche echtkleistogamen Pflanzen, bei denen die chasmogame Form — wie z. B. bei der Lythracee *Ammania latifolia* nach der ausdrücklichen Versicherung von Koehne[2]) — vollkommen unbekannt ist und die zugleich echte Zwangsbestäubung (nicht etwa neben möglicher Autogamie auch noch allogame Blüteneinrichtung) besitzen. Ist bei einer solchen Pflanze die chasmogame Form nicht bei einer nahverwandten Nebenart aufzufinden, wie sie z. B. *Stellaria media* für *St. pallida* darstellt, wäre damit wenigstens ein sicherer Fall absoluter Fixierbarkeit der kleistogamen Form nachgewiesen!

1) Vgl. J. Urban. Studien über die Scrophulariaceengattungen *Ilysanthes*, *Bonnaya*, *Vandellia* und *Lindernia*. Ber. Deutsch. Botan. Gesellsch. II (1884), S. 429–442.

2) *Lythraceae* in Engler's Pflanzenreich, Heft 7, S. 12.

Die kleistopetalen Blüten können wir nicht als beweiskräftig gelten lassen, da ihre Einrichtungen unzweifelhaft auf Allogamie hinweisen und sie trotz ihres Verschlusses tatsächlich unter Umständen durch bestimmte Besucher mit Pollen anderer Blüten bestäubt werden.

Wichtigste Ergebnisse.

1. Die von Burck entdeckten, konstant geschlossenblütigen Pflanzen wie *Myrmecodia tuberosa*, gewisse Anonaceen u. a. dürfen nicht als kleistogam betrachtet werden, weil ihre Blüten weder deutliche Hemmungsbildungen noch Zwangsbestäubungseinrichtungen besitzen. Da ganz ähnliche, in Südamerika vorkommende Formen nach Fritz Müller und Ule tatsächlich durch Kolibris oder Insekten bestäubt werden, sind derartige Blüteneinrichtungen als kleistopetal (nach Ule) von den echtkleistogamen Pflanzen im gewöhnlichen Sinne zu unterscheiden.

2. Die chasmogame und die kleistogame Blütenform der zwischen den beiderlei Blüten nach Zeit und Ort wechselnden Pflanzen können ihrer Entstehung nach nicht durch die Fertilitätsverhältnisse erklärt werden. Im allgemeinen, ökologischen Sinne haben beide Formen die gleiche Bedeutung für die Erhaltung einer mit ihnen ausgestatteten Pflanzenart, da die offene Form vorwiegend oder teilweise der heterogenetischen, die geschlossene Form ausschließlich der autogenetischen Fortpflanzung dient. Unter bestimmten Lebensbedingungen und bei den verschiedenen Pflanzenarten kann die eine Form sich vorteilhafter erweisen als die andere, ohne dass sie sich gegenseitig zu verdrängen vermögen. Die kleistogame Blüte erscheint in Übereinstimmung mit den entwickelungsgeschichtlichen und experimentellen Beweisen Goebel's als eine durch ungünstige Lebenslage, wie vor allem Ernährungsstörungen, hervorgerufene Hemmungsbildung, bei der der vorauseilend und gleichzeitig eintretende Reifezustand der Bestäubungsorgane und ihre in der Blütenkonstruktion gegebene, nachbarliche Lage zwangsmäßige Selbstbestäubung herbeiführt. Der Blütenschluss hat nur sekundäre Bedeutung und kann daher unter Umständen z. B. bei *Stellaria pallida* nach vollzogener Bestäubung auch wieder aufgehoben werden, so dass der Fremdbestäubung ein letzter Ausweg eröffnet wird.

3. Induzierte (unechte) und habituelle (echte) Kleistogamie sind zwar morphologisch durch zahlreiche Übergangsstufen verbunden, trotzdem aber ökologisch — wenigstens in ihren beiden Extremen — recht verschieden. Nach einer von Goebel zuerst gegebenen Andeutung lässt sich die induzierte Kleistogamie auf Entfaltungshemmung, die habituelle auf Bildungshemmung zurückführen.

4. Die induzierte Kleistogamie ist in zahlreichen Fällen mit gamotropischen Eigenschaften des Perianths (d. h. Öffnungs- und

Schließungsmechanismen desselben) verbunden. Es führt dies unter ungünstigen Lebensbedingungen und bei vorauseilend autogamer Einrichtung der betreffenden Blüten zu ausgedehnter Verbreitung pseudokleistogam blühender Formen, z. B. in Gebirgsgegenden oder in arktischen Ländern wie Grönland.

5. Die Erblichkeitsverhältnisse der kleistogamen Pflanzen bedürfen ebenso wie die der sexuell variierenden Pflanzen eine erneute, den Gesichtspunkten von de Vries, Correns Tschermak und anderer Forscher Rechnung tragende Untersuchung.

6. Die Annahme von Burck, die kleistogamblühenden Pflanzen als Zwischenrassen im Sinne von de Vries zu betrachten, wird weder durch Versuche noch durch anderweitige Beweismittel unterstützt. Die kleistogame Blütenform ist keine Mutation, sondern eine von den äußeren Lebensbedingungen abhängige Variation.

Über den Vorderdarm des Polygordius und des Saccocirrus.

Von W. Salensky (St. Petersburg).

Die Anatomie der niederen Anneliden: der Archianneliden und des *Saccocirrus* ist für die Entscheidung mehrerer, morphologischer Fragen von besonderer Wichtigkeit. Die diesbezügliche anatomische Literatur besteht aus mehreren wertvollen Arbeiten, die aber zu der Zeit publiziert wurden, als die mikroskopische Technik noch lange nicht die gegenwärtige Vollkommenheit erreicht hat. Deswegen erscheinen die Angaben der früheren Forscher in einigen Beziehungen unseren gegenwärtigen Bedürfnissen nicht vollkommen entsprechend und bedürfen einer neuen Prüfung. Durch diese Motive geleitet, habe ich vor zwei Jahren die anatomischen Untersuchungen an den genannten Tieren vorgenommen. Die Resultate meiner Studien werden ausführlich in dem zweiten Teile meiner „Morphogenetischen Studien an Würmern" publiziert. Hier will ich vorläufig einige Beobachtungen über den eigentümlichen Bau des Vorderdarms von *Polygordius* und *Saccocirrus* mitteilen.

Es ist bemerkenswert, dass der Vorderdarm der so nahe stehenden Annelidenformen, wie *Protodrilus* und *Polygordius* einen bedeutenden Unterschied in seinem Bau zeigt. Während *Protodrilus* einen stark entwickelten, mit Muskeln und mit einem komplizierten Zahnapparat ausgerüsteten Schlundkopf versehen ist, soll *Polygordius* nach den Angaben von Fraipont einen nur schwach ausgebildeten und undeutlich vom Ösophagus begrenzten Schlund besitzen. Ob bei *Polygordius* überhaupt ein bauchständiger, schlauchförmiger Schlund vorhanden sein soll, konnte ich aus den Untersuchungen von Fraipont nicht ermitteln; es schien mir deswegen,

dass eine strenge Homologie zwischen dem Schlunde dieser beiden Vertreter der Archianneliden nicht durchgeführt werden könnte. Meine nächste Aufgabe bestand darin, den Vorderdarm dieser beiden Archiannelidengattungen aus eigener Erfahrung genau kennen zu lernen, um die Hauptpunkte zu gewinnen, auf die man bei der Vergleichung zwischen den Vorderdarm derselben sich stützen könnte. Durch die Untersuchung der Quer- und der Längsschnitte wurde erwiesen, dass *Polygordius* ebenso wie *Saccocirrus* einen sackförmigen, bauchständigen Schlund besitzt, welcher demjenigen von *Protodrilus* als homolog betrachtet werden kann und nur durch seine viel schwächere Ausbildung von dem letzteren sich unterscheidet. Der Hauptunterschied zwischen den zwei Schlundformen besteht hauptsächlich darin, dass der Schlund von *Polygordius* und *Saccocirrus* der Muskulatur entbehrt und nur aus einer durch eine Mesodermlage überzogenen Epithelschicht zusammengesetzt ist, während derjenige des *Protodrilus* mit einer sehr starken und kompliziert gebauten Muskulatur versehen ist. Die starke Entwickelung der Muskeln in dem Schlunde von *Protodrilus* steht offenbar mit dem Auftreten eines hoch entwickelten Kauapparates in demselben im innigsten Zusammenhange.

Fig. 1.

Der vordere Teil von *Polygordius neapolitanus* von der Bauchseite. *Tg* = Tentakelganglion; *Stv* = vordere Schlundtaschen; *Sth* = hintere Schlundtaschen; *Scom* = Schlundkommissuren; *Sct* = Rinne des vorderen Schlundsackes.

Bei der Untersuchung des Schlundes von *Polygordius* und *Saccocirrus* sind einige neue morphologisch wichtige Tatsachen hervorgetreten, welche ich hier speziell besprechen will.

Betrachtet man einen mit Hämalaun gefärbten und aufgehellten *Polygordius neapolitanus* von der Bauchseite, so erkennt man schon bei schwacher Vergrößerung, dass die Mundöffnung nach vorne von einer blasenförmigen Auftreibung, nach hinten von einem bogenförmig gekrümmten konkaven Hautwulst begrenzt ist. Die blasenförmige Auftreibung will ich als Oberlippe (Fig. 1 *Ol*), den hinteren Wulst als Unterlippe (Fig. 1 *Ul*) bezeichnen. Die erste ist von dem Kopfteil durch eine taschenförmige Hauteinstülpung getrennt. In der Mitte der Mundhöhle ist der vordere Teil des Vorderdarms erkenntlich, welcher an den gefärbten Präparaten infolge der starken Färbung seiner Zellenkerne gewöhnlich sehr deutlich hervortritt. Derselbe erscheint in Form von zwei taschenförmigen Säcken, die durch einen median liegenden tiefen Einschnitt

voneinander getrennt sind (Fig. 1 *Scv*). Diese Taschen, welche ich als vordere Schlundtaschen bezeichnen werde, treten bei den total betrachteten Tieren, sowie auch auf Längsschnitten in der Form von zwei unter einem spitzen Winkel stehenden, nach vorn auseinanderweichenden, vorne zugespitzten Säcken hervor. Bei der genauen Betrachtung des Tieres mit den mittelstarken Linsen kann man schon bemerken, dass die vorderen Schlundtaschen nach vorne in dünne, helle Kanäle sich fortsetzen, welche bis auf die vordere Grenze der Oberlippe reichen und hier durch kleine, zu beiden Seiten der Oberlippe liegende ovale Öffnungen ausmünden (Fig. 1 *Sspv*). Wir werden weiter sehen, dass diese Kanäle eigentlich Rinnen sind und dass ihre Öffnungen nur ihre vorderen Schlussenden darstellen.

Histologisch bestehen die vorderen Schlundtaschen aus einer Epithelschicht, deren Zellen im basalen Teile hoch und zylindrisch sind, nach vorne aber viel niedriger werden; daraus lässt sich die zugespitzte Gestalt der Schlundtaschen erklären.

Gehen wir weiter zu dem hinter der Unterlippe liegenden Teile des Vorderdarms über, so treffen wir auch hier zwei andere Aussackungen an, welche ich als hintere Schlundtaschen (Fig. 1 *Sch*) bezeichnen will. Dieselben liegen tiefer als die vorderen, sind von der Haut überdeckt und treten deswegen an den total betrachteten Tieren nicht so scharf wie die vorderen Schlundtaschen hervor. Sie erscheinen hier in Form von zwei hellen, dünnen Streifen, die ebenfalls nach vorne sich richten, auseinanderweichen, die Unterlippe erreichen und hier durch zwei spaltenförmige Öffnungen ausmünden.

In histologischer Beziehung sind die hinteren Schlundtaschen von vorderen dadurch verschieden, dass ihre Wände dünner sind und zum größten Teile aus kubischen niedrigen Zellen bestehen.

Die eben beschriebenen Bilder, welche wir an den total betrachteten Tieren und an den Längsschnitten beobachten, können uns zum Schluss führen, dass wir in den eben besprochenen Schlundtaschen mit röhrenförmigen Säcken zu tun haben, welche mit ihren hinteren Enden mit der Schlundhöhle in offener Verbindung stehen, mit den vorderen nach außen münden. Die Untersuchung der Querschnittserien zeigt aber, dass die Schlundtaschen etwas anders gebaut sind, als es nach den longitudinalen Schnitten zu sein scheint. Es erweist sich namentlich, dass die vorderen Schlundtaschen keine Säcke, sondern rinnenförmige Ausstülpungen der dorsalen Wand des Vorderdarms darstellen und sich nach vorne in feine Ektodermrinnen sich fortsetzen, die bis auf die vordere Grenze der Oberlippe reichen und hier aufhören. Fig. 2 stellt einen Querschnitt durch die Oberlippe dar, an deren beiden Seiten zwei Ektodermrinnen gelagert sind. Verfolgt man diese letzteren nach hinten, so kann man sich überzeugen, dass sie in die Schlundtaschen übergehen, welche letztere ebenfalls als zwei im Inneren der Mundhöhle

liegende rinnenförmige, dickwandige Ausstülpungen der dorsalen Wand des Vorderdarms erscheinen (Fig. 3 *Stv*). Die vorderen Schlundtaschen lassen sich in der Querschnittserie sehr weit verfolgen; selbst in dem hinteren Teile des Ösophagus, wo die Schlundtaschen nach außen resp. in die Leibeshöhle nicht mehr hervortreten, kann man doch in dem Lumen des Ösophagus zwei dorsale Aussackungen bemerken, die ihrer Lage nach den vorderen Schlundtaschen entsprechen.

Wenn also die vorderen Schlundtaschen in Form von zwei nach außen heraustretenden Rinnen erscheinen, sind die hinteren

Fig. 2.

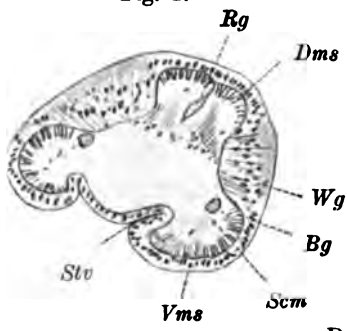
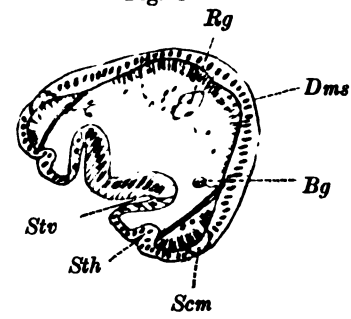
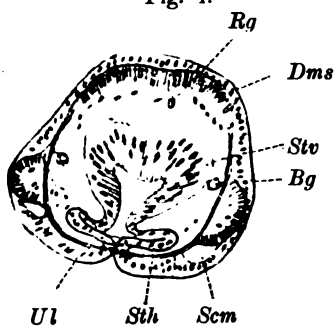


Fig. 3.



Drei Querschnitte durch den vorderen Teil des *Polygordius neapolitanus*.
Rg = Rückengefäß; *Dms* = dorsale Muskelbänder; *Vms* = ventrale Muskelbänder; *Wg* = Wimpergruben; *Bg* = Bauchgefäße; *Scm* = Schlundkommissuren; *Stv* = vordere Schlundtaschen; *Sth* = hintere Schlundtaschen, welche auf der Fig. 4 zur Bildung des Schlundes sich vereinigen.

Fig. 4.



Schlundtaschen etwas anders gestaltet. Die Untersuchung der hinter der unteren Lippe geführten Querschnitte (Fig. 4) führt uns zur Überzeugung, dass der Vorderdarm hier aus zwei voneinander scharf gesonderten Teilen: eines dorsalen (*Str*) dickwandigen und eines ventralen (*Sth*) dünnwandigen besteht. Der erste bietet eine Fortsetzung der vorderen Schlundtaschen und geht nach hinten in das Ösophagus über; dieser Teil ist aus den schlanken und hohen, dicht gedrängten, zylindrischen Epithelzellen zusammengesetzt (Fig. 4 *Scr*). Der zweite Teil stellt einen nach den Seiten sich ausbreitenden, in dorsoventraler Richtung abgeplatteten, ventral gelegenen, dünnwandigen Sack dar, welcher aus einem medialen und zwei lateralen Teilen besteht. Die letzteren (Fig. 4 *Sth*) sind nun diejenigen Schläuche, welche wir als hintere Schlundtaschen bezeichnet haben. Alle diese Teile bilden zusammen den bauchständigen

Schlundsack, den ich für ein Homologon des Schlundes des *Protodrilus* oder vielmehr der Epithelbekleidung derselben halte. Er ist nach hinten abgerundet, nach vorne von der Unterlippe begrenzt und nimmt seine Lage in dem vorderen Rumpfsegment ein, wie es aus der Fig. 1 ersichtlich ist. Die Untersuchung der hinteren Schnitte durch den Schlund zeigen, dass die lateral liegenden hinteren Schlundtaschen nicht bis an das hintere Ende des Schlundes reichen, sondern vor demselben aufhören. Das hintere Ende des Schlundes besteht nur aus dem medialen Teile, welche endlich in ein Membran sich verwandelt und den Ösophagus von der Bauchseite begrenzt. Die nach vorne von der Unterlippe geführten Querschnitte bringen den Nachweis, dass die beiden hinteren Schlundtaschen, nachdem sie die Unterlippe erreicht haben, weiter nach vorne in zwei ektodermale Rinnen übergehen, welche weit bis auf den Wurzeln der vorderen Schlundtaschen verfolgt werden können. Dieselben Querschnittsbilder weisen zugleich darauf hin, dass die hinteren Schlundtaschen nicht mit der Mundöffnung zusammen, sondern durch selbständige, die zu beiden Seiten der Mundöffnung verlaufenden Ektodermrinnen sich ausmünden. Die topographische Lage dieser Rinnen lässt sich am besten an denjenigen Schnitten studieren, welche durch den vorderen Teil derselben geführt sind und samt der Rinnen auch die vorderen Schlundtaschen getroffen haben. Einer von diesen Querschnitten ist auf der Fig. 3 abgebildet und soll dazu dienen, zu zeigen, dass die Rinnen der hinteren Schlundtaschen im Ektoderm liegen und ziemlich weit von der Mundöffnung abstehen.

Der Bau des Schlundes von *Saccocirrus papillocercus* ist demjenigen des *Polygordius* vollkommen ähnlich. Die Unterschiede zwischen den beiden Schlundsäcken beziehen sich auf Einzelheiten, welche vielmehr einen taxonomischen als morphologischen Wert besitzen. Bei *Saccocirrus* treffen wir ebenfalls einen dünnwandigen Schlundsack, welcher nach den beiden Seiten in die beiden hinteren Schlundtaschen sich fortsetzt, die nach vorne in Schlundrinnen übergehen. Die letzteren sind hier etwas kürzer als bei *Polygordius*. Die vorderen Schlundtaschen zeichnen sich beim *Saccocirrus* ebenfalls durch einen verhältnismäßig kleineren Umfang, sind bedeutend kürzer als beim *Polygordius* und münden an der hinteren Grenze des Kopflappens aus.

Die morphogenetische Bedeutung der in diesen Zeilen auseinandergesetzten Tatsachen ist klar genug. Dieselben weisen darauf hin, dass im Vorderdarme der Anneliden paarige Aussackungen sich ausbilden, welche selbständig nach außen münden. Obwohl das vordere Paar dieser Schlundtaschen keine geschlossenen Schläuche, sondern Rinnen darstellen, stehen dieselben in den gleichen Be-

ziehungen zum Vorderdarm wie die beiden hinteren abgeschlossenen Schlundtaschen und können die letzteren als homolog betrachtet werden. Das wichtigste Ergebnis der geschilderten anatomischen Tatsachen besteht darin, dass die Schlundtaschen von *Polygordius* und von *Saccocirrus* ihrer Lage und ihren Beziehungen zum Vorderdarm nach eine unzweifelhafte Homologie mit den Schlundtaschen des Balanoglossus und der Wirbeltiere aufweisen. In diesen Tatsachen, die hoffentlich bei der genauen Untersuchung des Vorderdarms anderer Anneliden bedeutend vermehrt werden, finden wir einen neuen Beweis für die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Anneliden und den Wirbeltieren, welche schon durch viele anderweitige anatomische und embryologische Gründe in so hohem Grade wahrscheinlich gemacht worden ist.

St. Petersburg, den 14. Februar 1906.

Note critiche alle osservazioni del Loeb sull'Artemia salina.

Del Dr. Cesare Artom, assistente presso
l'Istituto di Zoologia ed Anatomia Comparata della R. Università di Cagliari.

Un piccolo crostaceo della acque delle saline, l'*Artemia salina*, divenuto famoso dopo le classiche esperienze dello Schmankewitsch, desta ancora oggidì un grande interesse. Interesse veramente del tutto giustificato perchè l'*Artemia salina* è uno dei pochi organismi il quale sia adattato a vivere nelle acque della più diversa concentrazione, da 6° B. sino a 27° B. Ed in relazione appunto alle condizioni d'ambiente così diverse nelle quali l'*Artemia* può vivere, il suo corpo si modifica talmente, che ai tempi dello Schmankewitsch venivano fatte dell'*Artemia salina*, due specie ben distinte e ben caratterizzate: una delle basse concentrazioni *(Artemia salina)* e una della alte *(Artemia mulhausenii)*.

Lo Schmankewitsch riuscì colle sue esperienze a dimostrare che l'*Artemia mulhausenii* non è che l'*Artemia salina* degradata dalla salsedine. E lo Schmankewitsch, avendo inoltre notato che l'*Artemia* delle basse concentrazioni presenta certi caratteri morfologici che egli interpretò come caratteri di convergenza verso il genere *Branchipus* (fillopodi di cui quasi tutte le specie vivono nelle acque dolci), espresse l'opinione, che l'*Artemia* delle basse concentrazioni, ch'egli ottenne anche sperimentalmente, possa: „... nur als eine niedere Form eines *Branchipus* gelten, und folglich nur eine Übergangsform von *Artemia* zu *Branchipus* und eine Mittelform zwischen diesen beiden Arten darstellen": ed aggiunge: „Eine solche Form kann auch als Ur- oder Wurzelform der Arten *Branchipus* und *Artemia* gelten (4), p. 114.

Data l'importanza tutta speciale che si attribuisce oggidì all'ambiente fisico-chimico per tentare di spiegare i più complessi fenomeni biologici, si comprende benissimo che oggi più che mai debbano essere seguite con grande interesse tutte le osservazioni che riguardano l'*Artemia salina*. E ciò non solo per cercare di risolvere i numerosi e interessanti problemi relativi all'influenza dei cambiamenti dell'ambiente sulla variazione dei caratteri morfologici degli animali, ma anche per cercare di spiegare il fenomeno della partenogenesi indefinita, fenomeno che presentano le *Artemie* di molte località come ad esempio quelle delle Saline di *Marsiglia* e di *Capodistria*, in cui anche durante lunghe e ripetute osservazioni, non fu mai trovato neppure un solo maschio (6).

Si comprende pertanto benissimo che il fatto della variazione nella forma e nelle dimensioni dell'*Artemia*, e il modo stesso di riprodursi veramente degno di considerazione, abbiano attratta l'attenzione del Loeb, il quale a profitto delle sue teorie, si servì appunto dei risultati a cui giunsero i naturalisti che di tali questioni si sono occupati.

Per brevità rimando senz'altro il lettore al capitolo del Loeb del 1° volume dei suoi Studies in general Physiology — Chicago — The University of Chicago Press 1905, p. 237, capitolo intitolato: Some remarks on the experiments of Schmankewitsch. — In tutto questo capitolo i dati dello Schmankewitsch non sono anzitutto esposti in modo perfettamente esatto; ma ciò che sovra ogni altra cosa è da rimproverare al fisiologo americano è di avere coll'autorità del suo scritto convalidata e confermata un'opinione più che dallo Schmankewitsch ammessa da molti suoi contemporanei. I quali male interpretando il suo lavoro, credettero fosse possibile cambiare artificialmente una specie in un'altra non solo, ma di convertire persino il genere *Artemia* nel genere *Branchipus*.

Ora anzitutto lo Schmankewitsch non affermò mai questo esplicitamente: sebbene nelle sue pagine domini un certo spirito di trasformismo, facilmente spiegabile se si riflette che in quell'epoca molti lavori tendevano alla dimostrazione diretta della trasformazione delle specie. Ma se anche questo fosse stato detto trent'anni fa, l'asserire oggidì ancora come fa il Loeb che le Schmankewitsch sia riuscito a convertire l'*Artemia* in un *Branchipus*, non è dar prova di profonda e moderna coltura zoologica specialmente dopo le critiche alle deduzioni delle Schmankewitsch e sovratutto dopo quelle più recenti di Samter e Heymons comparse nel 1902.

Se poi il Loeb avesse letto con maggiore attenzione i lavori dello Schmankewitsch, forse non avrebbe scritto quanto segne: „If we do not allow ourselves to be influenced by the nomenclature of the systematist, the experiments and

observations of Schmankewitsch show that the effect of the concentration of the salt shows itself most distinctly in the longitudinal growth of the entire animal and of some of its organs: and this always in such a way that with an increase in the concentration of the solution the longitudinal growth of the entire animal or the individual organs is decreased. The result is therefore similar to that obtained in the previous experiments: wherefore I believe that the influence of concentration upon the conversion of the genera *Artemia* into *Branchipus* is to a large extent nothing but an expression of the dependence of animal growth upon the absorption of water." — Non avrebbe il Loeb scritte queste parole, ripeto, per la ragione semplicissima che lo Schmankewitsch trovò le Artemie delle maggiori dimensioni non già nelle basse concentrazioni come crede il Loeb, ma invece nelle medie concentrazioni e precisamente tra i 12° e i 15° B. — I dati somatometrici in fatti riferiti dallo Schmankewitsch (5), p. 457—465 e nota 2 p. 463 e confermati completamente per quanto riguarda l' *Artemia salina* di Cagliari in un mio lavoro sulla variazione che verrà quanto prima pubblicato, non lasciano alcun dubbio su questo fatto: L' *Artemia salina* di Cagliari e di Odessa, se favorevoli tutte le condizioni di vita e di sviluppo, hanno generalmente maggiori dimensioni nelle acque dai dodici ai quindici Beaumé, che non nelle basse concentrazioni.

Dati questi fatti, che cosa si deve conchiudere? Che non si può imputare unicamente ad un semplice fenomeno osmotico la causa della variazione nella lunghezza del corpo dell' *Artemia*, perchè se ciò fosse, le massime dimensioni dovrebbero sempre trovarsi in quelle Artemie che, vivendo nelle acque poco concentrate, assorbirebbero attraverso le membrane semipermeabili delle loro cellule una maggiore quantità di acqua. Perciò la spiegazione del Loeb non può in questo reggere dal momento che i fatti le sono precisamente contrari. — Ma nei lavori del Loeb v'ha di più! Ed è un brano (Vol. 2° p. 684) il quale merita proprio di essere integralmente riferito: „I have read somewhere the statement that *Artemia salina* is parthenogenetic, while *Branchipus* is not. *Branchipus* is a fresh-water Crustacean which, if raised in concentrated salt solutions (salt lakes), becomes smaller and undergoes some other changes. In that case it is called *Artemia* (!). If *Artemia* is parthenogenetic, while *Branchipus* is not, it would mean that the unfertilized eggs of the *Branchipus* cannot develop in fresh water, while they are able to develop in solutions of much higher osmotic pressure. This would be

identical with our observation on the artificial parthenogenesis of *Echinoderms* and *Chaetopterus.*"

Dunque il Loeb ripete in modo ancora più esplicito che il *Branchipus*, crostaceo di acqua dolce, messo in acqua salsa cangia di forma e in tal caso viene chiamato *Artemia*! E resta in tal modo spiegato in modo molto semplice e limpido perchè l' *Artemia* è partenogenetica, mentre il *Branchipus* non lo è. Ma anche queste spiegazioni del Loeb contrastano con i seguenti fatti:

1. Esistono Artemie forse partenogenetiche, che vivono nelle acque dolci e che ciò non ostante sono Artemie, rimangono Artemie e non diventano *Branchipus* (3), p. 60.

2. Esistono *Branchipus (Branchipus ferox* e *Branchipus spinosus)* i quali vivono nelle acque salse, e che probabilmente, come fu dimostrato per altri *Branchipus* non sono partenogenetici e che infine poi non ostante la salsedine delle acque in cui vivono, sono *Branchipus*, rimangono *Branchipus* e non diventano Artemie (3), p. 60.

3. Esistono Artemie che vivono nelle acque di saline, le quali non sono partenogenetiche malgrado la pressione osmotica alla quale sono sottoposte le uova in acque così ricche di sali come sono quelle delle saline[1]) (1). —

Conchiudendo: le inesattezze in cui incorse il fisiologo americano a proposito dell' *Artemia*, meritavano di essere rilevate specialmente perchè il lettore dei suoi scritti non zoologo, non sia indotto ad ammettere come veri alcuni fatti che invece non corrispondono perfettamente alla realtà e non accetti poi come esaurienti certe spiegazioni a tutta prima assai lusinghiere[2]).

Cagliari. Febbraio 1906.

Indicazioni bibliografiche.

1. Artom, C. Ricerche sperimentali sul modo di riprodursi dell' *Artemia salina* Lin. di Cagliari. Biol. Centralbl. Bd. XXVI, Nr. 1. — Gennaio 1906.
2. Loeb, J. Studies in general physiology. — Chicago 1905.
3. Samter, M. und Heymons, R. Die Variationen bei *Artemia salina* Leach und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Anhang zu den Abhandlungen der kgl. preuß. Akad. d. Wissenschaften. Berlin 1902.
4. Schmankewitsch, W. J. Über das Verhältnis der *Artemia salina* Miln. Edw. zur *Artemia milhausenii* Miln. Edw. und dem Genus *Branchipus* Schäff. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXV, 1875.

1) La mancanza della partenogenesi fu da me constatata l' anno scorso nell' *Artemia salina* di Cagliari. Per maggiore sicurezza nelle mie conclusioni, gli esperimenti sul modo di riprodursi dell' *Artemia* di Cagliari sono in quest' anno ripetuti e controllati.

2) Un altro autore il quale fa dipendere le variazioni nelle dimensioni del corpo dell' *Artemia* semplicemente da un fenomeno osmotico, è l' Höber, il quale suppone che „die Leibeswand einer *Artemia* sei gebildet durch eine elastische Blase von komplizierter Form, angefüllt mit einer Salzlösung und die Blase habe die Eigentümlichkeit, zwar für Wasser durchlässig zu sein, nicht aber für die gelösten Salzteilchen" (Biolog. Centralbl., XIX. Bd., Nr. 8, 15. April 1899. — p. 274).

5. Schmankewitsch, W. J. Zur Kenntnis des Einflusses der äußeren Lebensbedingungen auf die Organisation der Tiere. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 29, 1877.
6. Siebold, C. V. Über Parthenogenesis der *Artemia salina*. Sitzungsber. d. kgl. Akad. d. Wissensch. zu München. Bd. 29, 1873.

Piepers: Über die sogenannten „Schwänze" der Lepidopteren.

Deutsch. Entom. Zeitschr. Iris, herausgegeb. v. d. Entom. Verein „Iris" zu Dresden. Jahrg. 1903, p. 247—285.

Bei einer großen Anzahl von Schmetterlingen finden sich schwanzartige Bildungen an den Hinterflügeln, dieselben sind indessen nach den Familien und Gattungen sehr ungleich verteilt. Bei den Syntomiden, Bombyciden und Noctuiden finden sich geschwänzte Formen verhältnismäßig selten, während sie unter den Geometriden viel häufiger auftreten. Unter den Rhopaloceren ist die Zahl der geschwänzten Schmetterlinge besonders groß, namentlich bei den Papilioniden. Bei den Pieriden treffen wir nur Schwanzrudimente. Nicht selten sind die Flügel nah verwandter Arten dadurch verschieden, dass die einen schwanzförmige Anhängsel besitzen, die der anderen nicht, und Verf. berichtet, dass sogar bei *Chrysophanus phlaeas* L., der in den Niederlanden in drei Generationen fliegt, die Individuen der mittleren oder Sommergeneration meistens kurze Anhängsel aufweisen, während die Vertreter der Frühlings- und Herbstgeneration diese Zierde gewöhnlich entbehren. Es kommt auch vor, dass von einer Schmetterlingsart nur das eine Geschlecht deutlich entwickelte Schwänze trägt. In der Länge, Breite, Zahl und Gestalt der Schwänze sind auch große individuelle Schwankungen zu beobachten und Verf. führt mehrere Fälle an, wo gut entwickelte Anhänge in vollkommen rudimentäre Bildungen übergehen. Die Schwanzbildungen sind, so verschieden sie auch gestaltet sein mögen, immer am Hinterrand, nie am Vorderrand der Hinterflügel eingesetzt. In der Regel werden die Schwänze durch Ausläufer einer oder mehrerer Flügeladern gebildet und von schmalen Stückchen des Flügelgewebes begrenzt. Es kommt indessen auch vor, dass da, wo zwei Adern hervorstehen, nur der gerade dazwischen liegende Teil des Flügelgewebes an der Schwanzbildung beteiligt ist. Zuweilen wird das Anhängsel auch allein durch die Verlängerung eines solchen, zwischen zwei Adern liegenden Gewebes gebildet, während die Adern selbst nicht, oder nicht mehr verlängert sind; es scheint in solchen Fällen eine Rückbildung der Adern stattgefunden zu haben. Je nachdem sich eine oder mehrere Flügeladern an der Bildung der Schwänze beteiligen, ist auch deren Gestalt eine abweichende. In langen, schmalen Schwänzen ragt gewöhnlich nur eine einzige Ader hervor, meistens ist es die vierte. An breiten Schwänzen pflegen sich mehrere Adern zu beteiligen.

Bei den Papilioniden mit einem Schwanz befindet sich dieser immer auf der 4. Ader, ausgenommen *Ornithoptera paradisea* Stdgr., deren Schwanz durch die 1. Medianader (2. Seitenrandader) gebildet wird. Unter den Pieriden sind geschwänzte Formen selten, wo solche vorkommen, beteiligt sich auch die 4. und 3. Ader an der Bildung. Die Lycaeniden haben längere Anhängsel auf Ader 1b, kürzere auf Ader 2 und bisweilen auch auf Ader 3. Bei den Nymphaliden unterliegt die Verteilung der Schwänze am Flügelrand großen Verschiedenheiten. Dem Genus *Charaxes* Ochs. sind meistens zwei Spitzen auf Ader 2 und 4 eigen, von denen bald die eine, bald die andere am längsten ist. Beim Genus *Prothoë* Hb. wird das Anhängsel durch eine Verlängerung der Ader 3 und 4 und dem dazwischen liegenden Flügelgewebe gebildet. Bei der Gattung *Kallima* Westw. befindet sich Ader 1b in dem Schwanze, der hier das Stielchen der bekannten Mimicry-Blattzeichnung auf der Flügelunterseite darstellt. Die Vanessen zeigen ebenfalls mehrere hervorstehende Ecken und Spitzen. Auch bei den Morphiden, den Brassoliden, Satyriden und Hesperiden kommen schwanzartige Bildungen vor. Unter den Heteroceren finden sich lange Schwänze bei den Zygaeniden und hier wird stets der längste Schwanz durch die 4. Ader gebildet. Die längsten Schwänze von allen Lepidopteren haben die *Arctia*-Arten (*A. luna* A., *A. selene* Hb., *A. moenas* Doubl., *A. isabella* Graells.). Die Bombyciden sind meist schwanzlos, viele Noctuiden lassen noch Spuren früherer Spitzen erkennen. Unter den Geometriden sind geschwänzte Formen sehr gewöhnlich. Zuweilen sind die Anhängsel sehr lang, wie beim Genus *Erateina* Doubl. und werden von der 4. Ader gebildet. Beim Genus *Selenia* Hb. findet man verschiedene Spitzen und auch andere Geschlechter zeigen Rudimente derselben auf Ader 2, 3 und 4. Selten begegnen wir Schwänzen bei Mikrolepidopteren, wo aber solche vorkommen, befinden sie sich ebenfalls auf Ader 4.

Von Bedeutung für die Ansicht des Verf., dass wir in den Schwanzbildungen alte, ursprüngliche Charaktere vor uns haben, ist die Tatsache, dass die von Samuel H. Scudder abgebildeten tertiären Schmetterlinge dergleichen Anhängsel, sowie spitzenförmige Bildungen an den Vorderflügeln aufweisen.

Die schwanzartigen Anhänge sind nach den Beobachtungen Piepers für das Tier nutzlos, und es liegen keinerlei Anhaltspunkte vor, dass Falter mit besonders stark entwickelten Angängen, vor anderen, bei denen sie weniger gut entfaltet sind, in irgend einer Weise bevorzugt wären. Auch ist die Variabilität der Ausbildung innerhalb der verschiedenen Geschlechter einer Art, bei Lokalrassen, saisondimorphen Formen, ja selbst bei verschiedenen Individuen desselben Geschlechtes so groß, dass sie dadurch nicht den Eindruck einer durch Zuchtwahl erhaltenen nützlichen Eigen-

schaft machen. Verf. bestreitet nicht, dass die Schwanzbildungen vielleicht früher Bedeutung für ihren Träger gehabt haben, ist aber der Meinung, dass diese Organe jetzt in Rückbildung begriffen sind. Ein derartiger Rückbildungsprozess gibt sich in der verschiedensten Richtung zu erkennen, einmal in einer Verschmälerung, dann aber auch in einer Verkürzung der schwanzartig ausgezogenen Fläche und Piepers führt eine Reihe von Beispielen an, die diesen Reduktionsprozess veranschaulichen. Er kommt zu dem Schlusse, dass da, wo bei den *Imagines* nah verwandter Formen verschiedene Stufen der Schwanzbildung verfolgt werden können, die kürzeren oder schmäleren Schwänze stets derjenigen Art oder Rasse zukommen, deren Raupen in bezug auf ihre Zeichnungsmerkmale fortschrittlicheren Charakter tragen. Verf. bespricht schließlich noch mehrere Fälle, die zeigen, dass neben dem Rückbildungsprozess der Flügelanhänge bei den Schmetterlingen, auch ein Reduktionsprozess der Flügel selbst zu beobachten ist, der bei vielen Formen noch von einer Degeneration der Flügelschuppen begleitet wird.

Was nun die Anschauungen Piepers über die Rückbildung der Schwanzanhänge der Lepidopterenflügel betrifft, so kann Ref. dieselben, soweit es die Schwanzanhänge der Vanessenflügel betrifft, nur durchaus bestätigen. Wenn wir bei *Vanessa levana-prorsa, io*, oder *urticae* das Wachstum der Flügel in der Puppe von Anfang an beobachten, und die verschieden alten Puppenflügel miteinander vergleichen, so ergibt es sich ohne weiteres, dass bei der die Raupenhaut abstreifenden Puppe, Schwanzbildungen an den Flügeln vorhanden sind, die dem älteren Falterflügel vollkommen fehlen. Merkwürdig ist es, dass hier in der Puppe der Schwanzfortsatz am Hinterflügel durch die 3., 4. und 5. Ader gebildet wird, und die 4. Ader in die Spitze ausläuft. Der kleine, oft ein kurzes Schwänzchen bildende Fortsatz im ausgewachsenen Schmetterlingsflügel wird allein durch die 5. Ader gebildet. Es vollzieht sich somit hier während der Ontogenese des Falters eine Rückbildung und Verschiebung der Schwanzbildung innerhalb weniger Tage und Ref. behält sich vor, auf den Verlauf dieses eigenartigen atrophischen Prozesses bei einer anderen Gelegenheit noch näher einzugehen. **M. v. Linden (Bonn).**

Einige Beobachtungen an künstlichen Ameisennestern.

(Fortsetzung.)[1])

Von Christian Ernst in Metz.

2. Verhalten einer *Sanguinea*-Kolonie beim Erscheinen des ersten Männchens. Am 26. Juli 1902 fasste ich bei Dagsburg ein künstliches Nest von *F. sanguinea* mit *F. fusca* als Hilfsameisen und bildete aus der normalen Kolonie eine anormale, in-

1) S. Bd. XXV, Nr. 2.

dem ich eine Anzahl Puppen von *F. rufa* zusetzte. Die *Sanguinea* waren vertreten durch 3 Teile Arbeiterinnen, 1 Teil Puppen und ungefähr 7 geflügelte Weibchen. Das Umlogieren vom Fangglas ins Nest ging verhältnismäßig leicht von statten, abgesehen von den Schwierigkeiten, die die *Sanguinea*-Weibchen machten. Von diesen ging nur ein einziges durch das Verbindungsröhrchen freiwillig hinter den Arbeiterinnen hinüber, die übrigen wurden von den Arbeiterinnen an den Kiefern gepackt und rückwärts ziehend hinübergeschleppt. Das war aber auch die einzige Aufmerksamkeit der Arbeiterinnen für die Weibchen, so lange ich das Nest hatte. Die Arbeiterinnen begegneten diesen mit derselben Gleichgültigkeit, wie man sie in allen Nestern befruchteten und unbefruchteten Weibchen gegenüber beobachten kann.

In den nächsten Tagen krochen aus den Puppen weitere Arbeiter und Weibchen aus, ohne dass diesen größere Aufmerksamkeit geschenkt wurde, außer den bekannten Hilfen beim Ausschlüpfen. Am 31. Juli zeigte sich eine plötzlich auftretende, auffällige Änderung des gesamten Lebens. Ich möchte den Ausdruck Aufregung hierfür nicht gebrauchen, weil er mir für das Beobachtete zu stark erscheint, und weil die Änderung eine dauernde war. Aber die Emsigkeit und Rührigkeit, die in dem erst seit 5 Tagen bezogenen Neste natürlich waren, nahmen an diesem Tage nachmittags, gerade während ich das Nest beobachtete, deutlich wahrnehmbar um einen starken Ton zu. Es war kein besonderer Zufall, dass ich eben diesen Augenblick erhaschte, denn ich war frei von Geschäften und gab mich fast den ganzen Tag mit diesem Neste ab. Es scheint mir notwendig dies zu erwähnen, weil ich es für möglich halte, dass ich die gradweise Abstufung der Lebensintensität nicht gemerkt haben würde, wenn die Beobachtungen des Nestes flüchtiger gewesen wären und zwischen zwei, den Vorgang einschließenden Besichtigungen ein ganzer Tag gelegen hätte. Die Steigerung der Lebensintensität, die sich mir im ersten Eindruck als freudige Bewegung oder Erregung darstellte, war so sichtlich, dass ich mich noch heute der genaueren Tageszeit erinnere, obschon ich in meinem Tagebuche die Stunde, die mir unwesentlich erschien, damals nicht vermerkt hatte.

Genau zur selben Zeit war in einer Ecke aus der einzigen männlichen *Sanguinea*-Puppe ein unbehilfliches, tapperiges Männchen ausgekrochen. Ich würde diese beiden Erscheinungen nicht ohne weiteres in ursächlichen Zusammenhang bringen; aber dieses ziemlich hilflose Männchen war vom Augenblick seines Ausschlüpfens an von einer kleinen Schar von Arbeiterinnen umgeben, ähnlich dem Hofstaat, der sich um die Bienenkönigin sammelt. Es waren dies ausschließlich *Sanguinea;* von den *Fusca,* die wie gewöhnlich mehr und emsiger die Nestgeschäfte besorgten, habe ich nie eine in dieser Korona bemerkt. Die *Sanguinea* drängten sich um das

Männchen, begleiteten es, erwiesen ihm allerlei Freundlichkeiten und Zärtlichkeiten, und wenn Arbeiterinnen ihren Platz in der Korona verließen, traten andere an ihre Stelle. In meinem Tagebuch habe ich notiert: „Ist beständig von 4—5 *Sanguinea* umgeben, die es mit großer Zärtlichkeit behandeln. Die Arbeiterinnen werden ihm sogar durch ihre Zudringlichkeit unbequem, da es noch kaum auf den Beinen stehen kann."

Das dauerte bis zum 9. August. An diesem Tage bemächtigte sich der Weibchen eine geradezu wilde Aufregung, die lange anhielt und nach meinen Notizen nach am 18. August beobachtet wurde. Die Weibchen drängten mit Ungestüm überall dahin, wo sie hoffen durften, das Nest verlassen zu können. Hauptsächlich an Futter- und Abfallrohr und stets zu mehreren. Sie stießen an den Enden der Rohre mit dem Kopf an die Abschlusskorke, zerrten daran mit den Füßen, zwängten den Kopf in die Lücken zwischen Kork und Glas und bissen auch an den Korken herum. Noch bei keinem Tier habe ich die Gewalt des furchtbarsten Triebes in so Mitleid erregendem Grade beobachtet, wie bei diesen *Sanguinea*, die Befreiung und Befriedigung suchten und sich vor dem Hindernis wie gepeitscht abmühten. Nachdem die Brunst einmal vergangen war, hat sie sich bei diesen Weibchen nie mehr wiederholt.

Am 17. August morgens fand ich das Männchen tot, auf dem Rücken liegend. Der Körper wurde tagsüber von einer Arbeiterin zwecklos hin- und hergetragen und fand sich am folgenden Tage im Abfallrohr. Eine Kopulation im Neste, wie sie meines Wissens bisher nur Wasmann in seinem bekannt gewordenen großen *Sanguinea*-Nest erlebt hat, hatte nicht stattgefunden.

Soweit ich weiß, ist das merkwürdige Gebaren von Arbeiterinnen bei Erscheinen eines Männchens bisher noch nicht beobachtet worden, ich möchte deshalb selbst meine Beobachtung einer Kritik unterwerfen, ehe ich Folgerungen daraus ziehe. Ich scheide dabei alles aus, wo Irrtum oder falsche Auffassung durchaus ausgeschlossen sind. Dann bleibt nur eins, was auf Täuschung beruhen könnte, nämlich der für meine Folgerungen wichtige Punkt, dass das Erscheinen des Männchens im ganzen Nest eine erhöhte Lebensfreudigkeit hervorgerufen habe. Es muss zugegeben werden, dass in diesem doch recht wesentlichen Punkte ein Irrtum deshalb leicht vorkommen könnte, weil es sich nicht um eine vollständig neue Erscheinung, sondern nur um eine Steigerung der bisherigen Lebenstätigkeiten handelte, und weil die Möglichkeit vorliegt, dass etwas von eigenem Fühlen in die beobachteten Tatsachen hineingetragen worden sei. Ich will auch nicht unbemerkt lassen, dass ich zu gewöhnlichen Zeiten in anderen Nestern nie dergleichen, auch keine Korona wahrgenommen habe. In künstlichen und natürlichen Nestern von *Lasius*, *Formica*, *Solenopsis*, *Tetramorium*, *Myrmica*

habe ich, wie wohl alle Beobachter, immer nur die auffallende Gleichgültigkeit bemerkt, mit der die Arbeiterinnen an den Geschlechtern vorübergehen. *Solenopsis* vielleicht ausgenommen, wo die winzigen Arbeiterinnen gern auf der kolossalen Königin herumkrabbeln.

Demgegenüber muss ich nochmals hervorheben, dass ich bis zum Ausschlüpfen des Männchens das *Formica*-Nest 5 Tage fortdauernd unter Beobachtung hatte, dadurch ein ganz festes, deutliches Bild von dem Tun der kleinen Kolonie erworben hatte, und dass ich gerade zugegen war, als das Männchen mit Hilfen den Kokon verließ. Ich war also wohl in der Lage, die einzelnen, an sich nicht sehr bedeutenden Änderungen zu bemerken, die ich in ihrer Gesamtheit als erhöhte Lebensfreudigkeit bezeichnen kann. Als Beleg für die Genauigkeit der Beobachtung mag ein Detail dienen. Ich lernte schon in diesen ersten Tagen die *Sanguinea* kennen, die von Anfang an mit der Starrheit eines Berliner berittenen Schutzmannes am Fütterungsrohr Wache hielt. Es war immer dieselbe, lange Wochen hindurch. Ich hatte sie mit der Lupe an einem kleinen Fehler der einen Antenne kennen gelernt und freute mich immer, wenn ich das Tierchen stets wieder auf seinem Posten fand.

Dazu kommt, dass sich die Lebensfreudigkeit der Tiere in der nächsten Umgebung des Männchens zu einer wirklichen Korona verdichtete, in der ich die Affekterregungen in der oben geschilderten Weise wahrgenommen habe. Und wie hier eine starke psychische Bewegung mit der räumlichen Entfernung von dem erregenden Mittelpunkt abnahm, so liegt es auch nahe, dass der bekannten Teilnahme der Arbeiterinnen am Hochzeitsfluge der beiden Geschlechter, indem sie Männchen und Weibchen zum Nest hinausbegleiten, sie selbst herausdrängen u. dgl., dass diesen näheren Begleiterscheinungen des Hochzeitsfluges zeitlich entferntere psychische Bewegungen vorausgehen, die in ihrer Richtung jenen durchaus entsprechen und sie vorbereiten.

Für die Deutung der auffallenden Bewegung, die das Erscheinen des Männchens unter den *Sanguinea*-Arbeiterinnen verursachte, schien es mir von Wert zu wissen, ob dieses Männchen in der Kolonie das erste des Sommers sei. Ich zerstörte deshalb das in einem morschen Tannenstumpf befindliche Nest so weit, als es die ungünstigen Umstände zuließen, und fand zwar noch zahlreiche geflügelte Weibchen, aber kein einziges Männchen. Dass ich nicht in die letzten Tiefen des Nestes gedrungen war, ersah ich daraus, dass ich auf kein befruchtetes Weibchen stieß, da diese sich in ihrer instinktiven Ängstlichkeit baldigst in die Tiefe geflüchtet hatten. Man hätte aber erwarten dürfen, dass von den sehr beschränkten Männchen, die nicht einmal Freund und Feind unter-

scheiden, eins oder das andere in den oberen Nestteilen in der Nähe der unbefruchteten Weibchen geblieben wäre, wenn überhaupt Männchen in dem Neste gewesen wären. Das am 31. Juli erscheinende Männchen hätte auf die *Sanguinea*-Arbeiterinnen auch kaum den auffallend starken Eindruck gemacht, wenn diese an den Anblick von Männchen vom Mutterneste her gewöhnt gewesen wären. Ich bin deshalb geneigt zu glauben, dass jenes Männchen für die *Sanguinea* das erste des Sommers überhaupt war.

Zur Erklärung der merkwürdigen, der Gefühlssphäre angehörenden Erscheinung mag zunächst festgestellt werden, dass die Ameisen im ganzen ein sehr entwickeltes Gefühlsleben besitzen, und dass von den zusammengesetzten Gefühlen viele durch entsprechende Ausdrucksformen direkt nachweisbar sind. Bei den intelligenteren Ameisen sind Affekte, wie Freude, Zorn, Angst, Erwartung, Misstrauen, Überraschung, Schreck, Wut, gewohnheitsmäßig mit so typischen Ausdrucksbewegungen verknüpft, dass der Schluss von ihnen auf die entsprechenden Gemütsbewegungen mit Sicherheit gezogen werden kann. Von den bekanntesten Beispielen nenne ich nur eines, Haltung und Gebärde der *Sanguinea*, wenn sie gereizt oder durch einen unerwarteten Anblick plötzlich erschreckt wird.

Aber auch feinere, seltener beobachtete Unterschiede im Ausdruck innerer Zustände lassen sich unschwer erkennen. Ich führe einige voneinander verschiedene Formen der Spannung an. Wenn die *Sanguinea* im künstlichen Nest ein wenig an den über dem Glase bewegten Finger gewöhnt worden ist, dann lässt sie allmählich die Gebärden des Zornes, und der Ausdruck geht in den einer Spannung über, mit der sich nur noch Lust und Bereitschaft zum Angriff verbindet. Die durch den Finger erschreckte *Fusca* zeigt gleichfalls starke Spannung, aber man sieht es selbst dem unbewegten Tier deutlich an, dass es Spannung der Furcht ist. Diese beiden Ausdrucksformen kommen um so deutlicher heraus, weil die ganze Körpergestalt der zwei Tiere auf diese psychischen Zustände hinweist und ihren äußeren Ausdruck erleichtert. Der ebenmäßige, kraftvolle, Stärke anzeigende Körper der *Sanguinea* gehört einem mutigen, kühnen Geschöpf; mit ihrer zierlichen, schlanken Gestalt ist die *Fusca* auf die Flucht angewiesen. Als weiteres Beispiel der Spannung führe ich die schon oben erwähnte *Sanguinea* an, die am Nesteingang Posten stand. In ihr bildete sich so deutlich und unverkennbar gespannte Aufmerksamkeit mit ruhiger Sicherheit ab, dass ich nur den Vergleich wiederholen kann, dessen ich mich oben bedient habe. Endlich erwähne ich noch eine Ausdrucksform der Spannung, die ich bei einer gezähmten *Rufa* wahrnahm. Das sonst recht beherzte Tier war später, wohl durch die Vereinsamung, ziemlich eingeschüchtert, und der an sich recht ge-

drungene Körper erhielt bei den Zähmungsversuchen bisweilen eine sonderbare, in die Länge gezogene Gestalt, indem Vorderfüße und Vorderleib neugierig nach vorn drängten, Mittel- und Hinterfüße aber, wie von Angst gelähmt oder zu schneller Flucht bereit, hinterher schleppten.

Feindschaft und Hass gegen Insassen jedes fremden Nestes sind bei allen Ameisen typisch. Aber auch bei Bewohnern desselben Nestes kommt es vor, dass eine Arbeiterin auf eine bestimmte andere einen besonderen Hass wirft und sie lange mit großer Hartnäckigkeit verfolgt. Beweise von Liebe, Freundschaft, Wohlwollen, Mitleid sind, wie auch Lubbock bestätigt, seltener, wenn man hierzu nicht die Gewohnheiten rechnet, dass die hungernde Ameise von der gesättigten auf eine gewisse Bettelgebärde hin gefüttert wird, und dass die Ameisen bei Nestwechsel oder Gefahr zögernde oder säumige Genossen gern tragend in Sicherheit bringen. Dass die Ameisen im Kampf verwundete Gefährten fortschaffen und pflegen, wird mehrfach berichtet, auch von Wasmann. Dagegen habe ich mich, wie auch Lubbock, oft darüber gewundert, wie wenig die Ameisen sich um einen in Not geratenen Gefährten kümmern. Von einem merkwürdigen, lang dauernden Freundschaftsverhältnis zwischen einer isolierten Königin und Arbeiterin von *Lasius flavus* und den Ausdrucksformen ihrer gegenseitigen Neigung und Anhänglichkeit habe ich an anderer Stelle berichtet.

Alle Gemütsbewegungen der Ameisen, mögen sie auffällig und selten oder gewöhnlich sein, haben das Gemeinsame, dass sie sich immer mit einem bestimmten Vorstellungskreis in ursächlichen Zusammenhang bringen lassen. Selbst verschiedene Grade oder Modifikationen derselben Gemütsbewegung lassen einen solchen Zusammenhang erkennen. Wer das an einem ganz einfachen Beispiel sehen will, gebe einem Nest von *Lasius niger*, das durch einseitige Zuckerfütterung fleischhungrig gemacht ist, das eine Mal ein Stückchen Kalbfleisch, ein andermal einige *Sanguinea*-Puppen, endlich eine tote Schmeißfliege und beobachtete die Verschiedenheit der Wirkung. Oder man setze in das nicht zu weite Futterröhrchen einer, nur an den Anblick des weißen Zuckers gewöhnten *Sanguinea*-Kolonie eine lebende Stubenfliege, die sich in dem Röhrchen nur unvollkommen bewegen kann, und beobachte die erste zum Futter gehende *Sanguinea*. Von dem Augenblick der ersten erstaunten Wahrnehmung an über die misstrauische Annäherung hinweg bis zu dem Zeitpunkt, wo sich die *Sanguinea* wütend auf den zappelnden Fremdling stürzt, kann man eine ganze Skala von Gemütsbewegungen bemerken.

Es stimmt auch mit unseren eigenen Erfahrungen überein, dass kein Gefühl für sich besteht, sondern dass es stets mit Vorstellungselementen zu einem zusammengesetzten psychischen Ge-

webe verknüpft ist. Als objektive und subjektive Seite des Erfahrungsinhaltes bilden Vorstellung und Gefühl zusammen ein inniges organisches Ganze, in dem bald die psychischen Bestandteile in einer Art Gleichgewicht stehen, bald durch Vorherrschen der Gefühlsbetonungen oder der Vorstellungsinhalte eine einseitige Richtung hervortritt. Denn wie sich mit klarem Vorstellen eine gewisse Gefühlsstumpfheit, ein Ausfall von normaler Gefühlsbetonung verbinden kann, so können auch unklare, dumpfe, dem Blickpunkt des Bewusstseins weit entrückte Vorstellungen von starken Gemütsbewegungen begleitet sein, deren Intensität zu dem Vorstellungsinhalt in gar keinem Verhältnis steht.

So nur soll es aufgefasst werden, wenn ich sage, dass der freudigen Gemütsbewegung der *Sanguinea* beim Erscheinen des ersten Männchens auch eine bestimmte Vorstellung zugrunde liegen muss. Man mag sich die Klarheit dieses Bewusstseinsinhaltes so gering denken, wie man will, aber über die Tatsache selbst kommt man nicht hinweg. Dabei soll nicht gesagt sein, dass dem einzelnen Individuum dieser Bewusstseinsgrad zukomme. Aber jedes einfache Ameisennest ist nach allen Beziehungen hin eine fest begrenzte, jedes andere ausschließende Einheit, und diese ist nicht bloß räumlich, körperlich, sondern in höherem Grade, wie die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien lehren, geistig durch Einheitlichkeit des Fühlens, Wollens und Vorstellens. Es ist eine psychische Einheit höheren Grades als die des einzelnen Individuums, wenn auch nicht so geschlossen wie im Bienenvolk, wo die Glieder stärker verbunden und aufeinander angewiesen sind und das Zusammengehören in eine einzige Spitze ausläuft. Es ist also Gemeinsamkeit der Hoffnung, die das Volk in freudige Bewegung versetzte. Unter diesem Gesichtspunkt gewinnt ein anscheinend unbedeutender Nebenumstand größeren Wert. Die Einheit des Bewusstseins, in der die durch Instinkte geschützte Volkswohlfahrt beschlossen liegt, kann nur den *Sanguinea*, nicht aber ihren stammesfremden Sklaven, den *Fusca* zukommen. Hiermit stimmt die Beobachtung überein, dass in dem kleinen Hofstaat, den die *Sanguinea* um das Männchen bildeten, sich nie eine *Fusca* vorfand. —

3. Arbeiterinnen von einer unbefruchteten Königin. — Bei der Kolonie von *Lasius niger*, die mir die Königin des kleinen Versuchsnestchens von *Lasius flavus* tötete, machte ich eine merkwürdige Erfahrung, bei der ich trotz sorgsamer Beobachtung anfangs einen Irrtum oder ein Versehen vermutete. Es handelt sich um die bisher nie angefochtene Erscheinung, dass unbefruchtete Eier der Ameisen nur Männchen ergeben. So war bis vor kurzem überall zu lesen, und meine eigenen Erfahrungen an zerstreuten Beobachtungsnestern, z. B. von *Solenopsis fugax* am St. Quentin.

haben die Entartung durch Männchenbrütigkeit bestätigt. Diese Anschauung war mir auch von früher her geläufig, wo ich die Drohnenbrütigkeit der Bienen häufiger und eingehender kennen lernte, als mir lieb war. Nach der bei den Bienen unzweifelhaft festgestellten Tatsache, dass aus unbefruchteten Eiern nur Drohnen entstehen, und den bei den Ameisen bekannt gewordenen Erfahrungen, war es begreiflich, dass der für die Bienen stets gültige und bei den Ameisen bis dahin bestätigte Satz, allgemein auch auf die Ameisen übertragen wurde.

Aus v. Buttel-Reepen's Buch über die stammesgeschichtliche Entwickelung des Bienenstaates erfuhr ich vor einiger Zeit, dass Prof. Reichenbach in einer kleinen künstlichen Kolonie von 11 Arbeitern von *Lasius niger* aus Eiern dieser Arbeiter typische Arbeiter erhalten habe. Diese Nachricht war so erstaunlich und widersprach allen bisherigen Anschauungen so sehr, dass v. Buttel-Reepen dazu mit Recht sagen konnte, er habe es anfangs als schlechten Scherz aufgefasst, als Prof. Reichenbach ihm diese Mitteilung auf der Zoologenversammlung in Gießen zuerst mündlich gemacht habe. Aus meinen Beobachtungen kann ich hierzu eine ergänzende Mitteilung machen.

Im September 1902 fasste ich am Bois des trois têtes, zwischen Rozerieulles und Gravelotte, eine starke Kolonie von *Lasius niger* und stellte zuhause, als die Kolonie aus dem Fangglas in das künstliche Nest übergeführt worden war, unter den zahlreichen Arbeiterinnen und Larven 2 befruchtete und 5 unbefruchtete Weibchen fest. Da ich in den ersten Wochen darnach bei dieser meiner ersten *Lasius*-Kolonie hauptsächlich mit Ernährungsversuchen und richtiger Wasserversorgung beschäftigt war, achtete ich wenig darauf, dass die unbefruchteten Weibchen von den Arbeiterinnen viel an den Flügeln gezerrt und umhergezogen wurden. Um so mehr, als es mir auch nur auf Erhaltung der 2 befruchteten Weibchen ankommen konnte. Am 16. November bemerkte ich aber, dass auch das eine der befruchteten Weibchen von einer Arbeiterin so fest am Bein gepackt worden war, dass es nur schwer gehen konnte und öfters umfiel. Während der Beobachtung wurde es liegend von 7 anderen Arbeiterinnen betrillert und beleckt. Am 17. November lag es fest auf einer Seite, sterbend und wurde dabei noch etwas betrillert und beleckt. Am folgenden Tage war es in 3 Teile zerrissen, und an den Stücken saßen saugende Arbeiterinnen. Bis zum Frühjahr verschwanden noch einige unbefruchtete Weibchen, die lange mit zerfetzten, zerschlissenen Flügeln herumgelaufen waren, und am 5. April bemerkte ich zu meinem Verdruss auch das Fehlen des zweiten befruchteten Weibchens. Das Tier, an dem der Bestand der Kolonie hing, wurde damals lange von mir gesucht, und die Hoffnung, es wiederzufinden, konnte ich wochen-

lang nicht aufgeben. Aber es war und blieb verschwunden, war jedenfalls getötet und an der Abfallstelle vergraben worden. Die *Lasius*, die das Nest immer sehr reinlich hielten, hatten nämlich eine Ecke für den Abfall gewählt und speicherten da allen Abfall, z. B. auch die Kokons in einer kompakten Schicht zwischen Boden und Decke auf.

Bis zu dieser Zeit waren nun auch die Larven, die bei dem Einsetzen der Kolonie vorhanden waren, herangewachsen, verpuppten sich, und junge weißgraue Arbeiterinnen schlüpften später aus. Am 31. Mai entdeckte ich auf einmal zahlreiche frische Eier. Indem ich an meine Drohnenmütterchen des Bienenstaates dachte, war ich zuerst zweifelhaft, ob ich die Eier der unbefruchteten Königin oder einer Arbeiterin zuschreiben sollte. Der 7. Juni hob allen Zweifel. In meinem Tagebuch steht unter diesem Datum: Die Königin hat ein Eichen halb heraushängen und lässt es nach einigem Umherlaufen fallen. Einige Tage darauf waren es 3 große Klumpen von Eiern. Aus diesen Eiern, deren Entwickelung ich genau verfolgen konnte, wie aus den Eiern der folgenden 2 Jahre entwickelten sich Arbeiter, und nichts als Arbeiter.

4. Wie eine Königin von *Solenopsis fugax* Eier legt. — Mehr der Merkwürdigkeit halber, als weil ich mir viel Interessantes versprochen hätte, hielt ich zeitweise mehrere kleine Kolonien von *Solenopsis fugax*. Die Tiere sind zudem überaus leicht zu halten, da sie nur sehr geringe Pflege verlangen und in jedem Behälter gedeihen. Neben anderen Versuchen hatte ich eine kleine Kolonie mit einem befruchteten Weibchen in einen liegenden Lampenzylinder kleinster Größe gesetzt, dessen bauchige Wandung sehr dünn ausgetrieben war und so gute Beobachtung vom Boden her mit der Lupe ermöglichte. Denn die *Solenopsis* suchen mit der Königin alsbald im Glas den tiefsten Punkt auf und richten diesen als geräumige Kinderstube ein, von der nur mehrere Gänge nach oben gebaut werden, die als Ausgänge dienen. Diese Kinderstube nimmt alles Interesse in Anspruch, denn die auf der Oberfläche herumkriechenden Arbeiterinnen sind langweilige Geschöpfe.

Wenn ich mit der Lupe die Bruthöhle auf der Unterseite des Zylinders absuchte, schaute ich natürlich zuerst nach dem glänzenden, schweren Hinterleib der Königin, der bei den langsamen Bewegungen schwerfällig auf dem Glasboden hinschleppte. Eines Morgens, bevor ich noch die Königin erblickte, sah ich mit der Lupe eine Arbeiterin, die ein winziges Eichen mit den Kiefern wegtrug. In demselben Augenblick sah ich auch die Spitze des Hinterleibes der Königin. Eine Arbeiterin stand davor, streichelte oder drückte leise mit Vorderfüßchen und Antennen — genauer konnte ich es trotz Lupe bei der Kleinheit der winzigen Tierchen nicht erkennen — ein Eichen quoll hervor, die Arbeiterin fasste

es mit den Kiefern und trug es weg. An ihre Stelle trat sofort eine neue Arbeiterin, machte dieselben Manipulationen, nahm das vorquellende Eichen und trug es fort. Viermal sah ich denselben Vorgang, bis eine Wendung des Hinterleibes mir die weitere Beobachtung entzog. Am folgenden Tage sah ich den Vorgang noch ein einziges Mal. Mein Tagebuch sagt dazu: Das Eichen kommt ganz langsam und wird von der Arbeiterin anscheinend mit den Kiefern halb herausgezogen.

5. Zähmung einer *Formica rufa*. — Zu diesem Versuche entnahm ich die *Rufa* einem künstlichen anormalen Nest von *Sanguinea*, dem die *Rufa* früher als Puppen zugesetzt worden waren. Die Bewohner dieses Nestes waren schon etwas zahmer, so dass z. B. der am Glas bewegte Finger kaum mehr Eindruck auf sie machte, wenn sie sich nicht gerade in Aufregung befanden. Die in ein fingerlanges Glasröhrchen gesetzte *Rufa* hatte sich nach 3 Stunden schon soweit beruhigt, dass sie den an die eine Öffnung gehaltenen Finger neugierig betastete. Nach Berührung schreckte sie indes stets heftig zurück und gewöhnte sich nur allmählich auch an leises Bewegen des Fingers. Um dies zu erreichen, gab ich Honig oder Zuckerkrümchen grundsätzlich nur mit dem Finger und wischte nach jeder Fütterung alle Reste im Glase sorgfältig ab.

Nach Verlauf eines Monats schien mir das Ergebnis günstig genug, um einen Schritt weiter zu gehen. Ich wollte sehen, wie weit die *Rufa* an ihre Wohnung gewöhnt wäre, wenn die gewöhnlich mit einem Kork verschlossene Öffnung, die auch die Fütterungsstelle war, offen gelassen wurde. Als das Gläschen auf einer größeren Unterlage geöffnet wurde, näherte sich die *Rufa* langsam der Öffnung mit den Zeichen schärfster Aufmerksamkeit und Scheu. Scharf vorgestreckte Fühler, gestreckter Leib mit stark nachziehendem Hinterleib und nachziehenden Hinterbeinen, so dass das an sich gedrungene Tier fast schlank aussah — ganz das Bild eines Tieres, das der Neugier nicht widerstehen kann und sich doch jeden Augenblick zu rückwärtiger Flucht bereit hält. An diesem Tage begnügte sich die *Rufa* mit neugierigem Betasten und Untersuchen der Glasöffnung.

So auch noch am folgenden Tage, aber zwei Tage darauf kletterte sie heraus, am Rande herum und bis zu 2 cm Entfernung auf die Unterlage hinaus, eilte von da aus aber mit den Zeichen des Schreckens in das Röhrchen zurück. An einem der folgenden Tage entfernte sich die herausgelassene *Rufa* ein Stück weiter von der Öffnung, wurde unruhig, erkannte den Rückweg nicht, eilte furchtsam hin und her und lief geängstigt von der Unterlage auf den Tisch, so dass ich sie mit einem bereit gehaltenen Stück Watte auffangen und in das Röhrchen zurückbringen musste. Nach diesem Vorfall war sie sichtlich scheuer. Sie schreckte bei den

Fütterungsversuchen vor dem Finger viel mehr zurück als je zuvor und verlängerte die freiwilligen Hungerpausen bis zu 7 Tagen.

Erst nach einem weiteren Monat hatte die *Rufa* sich soweit wieder gewöhnt, dass sie ohne Scheu und anhaltend Zuckersaft vom Finger saugte und dass ich den Finger dabei leise bewegen konnte. Bald konnte ich auch während der Fütterung den Finger soweit von der Glasöffnung entfernen, dass das Tier mit dem Körper zur Hälfte außerhalb des Gläschens war, und am 5. Mai, als 3 Monate nach Isolierung der *Rufa* verstrichen waren, gelang es mir, die saugende Ameise soweit aus dem Röhrchen herauszuziehen, dass der ganze Körper außerhalb der Glasröhre war, so dass das Tier sich nur noch mit den Hinterfüßchen auf den Glasrand stützte.

Diese Erfolge brachten mich leider auf den Gedanken, dass es möglich sein müsse, von dem Tier höhere Leistungen auf einem anderen Wege zu erreichen. Die langen Hungerpausen ließen auf ein geringes Nahrungsbedürfnis schließen, das regelmäßig und oft dargereichte Wasser wurde dagegen stets gierig angenommen. Wie sehr empfindlich aber die Ameisen gegen sparsame Verabreichung von Wasser sind, erfuhr ich zu meinem Leidwesen bei den hierauf gegründeten weiteren Versuchen, bei denen mir das Tier, ohne dass ich wesentlich mehr erreicht hätte, im vierten Monat der Isolierung einging.

J. Wiesner. Jan Ingen-Housz. Sein Leben und sein Wirken als Naturforscher und Arzt.

Unter Mitwirkung von Prof. Th. Escherich, Prof. E. Mach, Prof. R. v. Töply und Prof. R. Wegscheider. Mit einem Titelbild, zwei Textillustrationen und einem Faksimile. 8° X und 252 S. Wien 1905. Karl Konegen (Ernst Stülpnagel).

Der botanische Kongress, welcher i. J. 1905 zu Wien abgehalten wurde, gab Herrn W., dem verdienstvollen Pflanzenphysiologen der dortigen Universität, Anlass, seine längst schon in Angriff genommenen Arbeiten über das Leben und die wissenschaftlichen Leistungen des Jan Ingen-Housz zum Abschluss zu bringen. Sie liegen jetzt in dem oben genannten vortrefflichen Werke vor, das als Festgabe für die Teilnehmer an jenem Kongress diente. Das ist wohl hinreichend begründet durch den Umstand, dass Ingen-Housz, obgleich ein geborener Holländer, einen großen Teil seines Lebens zu Wien zugebracht und dort die Grundgedanken seines Hauptwerks zuerst erfasst hat.

Mit Recht stellt Herr W. Ingen-Housz als einen der Begründer der Pflanzenphysiologie hin. Wie Stephen Hales die mechanische Seite dieses Wissenszweiges begründet hat, so Ingen-Housz die chemische. Denn ihm verdanken wir den wissenschaftlichen Nachweis der grundlegenden Tatsache, dass die grünen

Pflanzenteile unter Mitwirkung des Lichtes CO_2 aufnehmen und O_2 abscheiden, dass dagegen im Dunkeln das Umgekehrte stattfindet. Zwar wurde dieses Verdienst lange Zeit verkannt und seinem Zeitgenossen Senebier zugeschrieben, aber Herr W. weist sozusagen archivarisch nach, wie sehr damit dem wirklichen Entdecker Unrecht geschehen ist, ein Unrecht, an dem die unmittelbaren Zeitgenossen und nicht zum wenigsten Senebier selbst die Hauptschuld tragen, und das erst spät, insbesondere durch Sachs, wenigstens in etwas wieder gut gemacht worden ist[1]). Jetzt, wo Herr W. das ganze Quellenmaterial vorlegt, wird niemand mehr den richtigen Sachverhalt verkennen.

Die Darstellung der pflanzenphysiologischen Untersuchungen des Ingen-Housz nimmt den breitesten Raum in Herrn W.'s Buche ein. Daneben werden aber auch seine sonstigen physikalischen und chemischen Untersuchungen, seine segensreiche Wirksamkeit als Arzt (er war einer der eifrigsten Verbreiter der Blatternimpfung) und als edler Mensch anschaulich geschildert. Das Buch wird gewiss jedem Leser großen Genuss bereiten, schon durch die edle Wärme, mit welcher der Herr Verfasser für seinen Helden eintritt, ohne jemals den Boden klarer, unparteiischer Geschichtsdarstellung zu verlassen.

J. Rosenthal.

H. Driesch. Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre.

(Bd. 3 der Natur- und Kulturphilosophischen Bibliothek.) Kl. 8, X u. 246 Seiten. Leipzig. Joh. Ambr. Barth. 1905.

In dieser „Bibliothek", deren erster Band, die „Philosophie der Botanik" von J. Reinke, in Bd. XXV, Nr. 9 dieses Blattes von den Herren H. Fischer und Kienitz-Gerloff besprochen worden ist, hat Herr Driesch, der bekannte Verfechter des Vitalismus, ein Buch erscheinen lassen, in dessen erstem Hauptteil er eine Geschichte der vitalistischen Lehren (ich verstehe nicht, warum er ihn „Vitalismus als Geschichte" betitelt) gibt. Er beginnt mit Aritoles, bezeichnet dann die Zeit von Lotze bis gegen Ende des vorigen Jahrhunderts als die der „Kritik und materialistischen Reaktion" und lässt endlich als letzte Epoche die des „neueren Vitalismus" folgen. Im zweiten Hauptteil (S. 169 bis Schluss) wird dieser neuere Vitalismus in seinen Einzelnheiten dargestellt und begründet. Die Anschauungen des Verfassers sind so allgemein bekannt, auch in verschiedenen Aufsätzen desselben im Biol. Centralblatt wiederholt dargestellt, dass ein Eingehen auf sie an dieser Stelle unnötig erscheint. Sie kommen, wie unsere Leser wissen, auf die Behauptung einer „Autonomie der Lebensvorgänge" hinaus,

1) Eine im wesentlichen richtige Darstellung des Sachverhalts findet sich übrigens doch öfter in der neueren Literatur. Vgl. u. a. meinen Vortrag über Lavoisier, Verhandl. d. Ges. d. Naturf. u. Ärzte, 63. Vers. zu Bremen 1890. I. S. 112. — Biol. Centralbl. X, 524.

d. h. auf den Satz, dass die Lebenserscheinungen durch eigene Gesetzmäßigkeiten beherrscht werden, welche nicht auf die bekannten, in der unbelebten Natur herrschenden Gesetze zurückgeführt werden können. Die Beweise für diesen Satz werden neben dem auch in früheren Perioden üblichen Hinweis auf die „Zweckmäßigkeit" hauptsächlich den Tatsachen der Regeneration entnommen. Wenn man der so ausgesprochenen Behauptung den Zusatz „bisher nicht völlig" zufügt, so wäre ihre Richtigkeit wohl im allgemeinen anzuerkennen. Die Geschichte der Wissenschaft lehrt uns aber auf Schritt und Tritt die alte Wahrheit, dass man niemals niemals sagen solle. Wir kennen die Grundgesetze des unorganischen Geschehens gewiss noch nicht alle. Die Elektrizitätslehre, die neu aufgetretene Wissenschaft der physikalischen Chemie und vieles andere lehren uns, wie auf viele Beziehungen durch die glückliche Auffindung einer neuen Tatsache ein helles Licht fallen kann, von dem man kurz vorher noch keine Ahnung hatte. Was die zukünftige Forschung noch aufdecken wird, vermag niemand vorauszusagen. In der Wissenschaft von den Lebenserscheinungen aber stehen wir erst in den allerersten Anfängen. Die Tatsachen der Entwickelungsgeschichte z. B., die Beschreibung der aufeinanderfolgenden Formen sind Bausteine zu einem erst in der Zukunft aufzurichtenden Gebäude. Die genaue Kenntnis der einzelnen Tatsachen ist die notwendige Voraussetzung für jede Wissenschaft, aber sie ist noch nicht die Wissenschaft selbst; denn diese besteht in dem Nachweis des Zusammenhangs der Tatsachen untereinander. Die ersten Versuche zu einer solchen Behandlung der Wissenschaft haben eben erst begonnen. Da scheint es mir doch zu früh, schon jetzt behaupten zu wollen, dass diese Vorgänge „unmöglich" nach allgemeinen, auch in der unbelebten Natur geltenden Gesetzen sich vollziehen. Gewiss gibt es bei allen Lebenserscheinungen bestimmte Gesetzmäßigkeiten, die neben den in der unbelebten Natur geltenden bestehen, ebenso wie z. B. die magnetischen Erscheinungen sich nach bestimmten Gesetzmäßigkeiten vollziehen, neben und unbeschadet der allgemeinen Gesetze der Schwere u. s. w. Wer solche „Lebensgesetze" auffindet, wird sich ein großes Verdienst erwerben. Im voraus zu behaupten, dass diese „Lebensgesetze" ganz und gar von den Gesetzen der unbelebten Natur und in ihrem Wesen durchaus von ihnen verschieden sein müssten, dazu haben wir jedoch keine Veranlassuug. Und mit der bloßen Behauptung, dass es solche „autonome", d. h. von den anderen ganz unabhängige Gesetzmäßigkeiten gebe, ist dem Fortschritt der Wissenschaft wenig gedient. Wenn jene „Lebensgesetze" gefunden und begründet sein werden, wird der weitere Fortschritt nur darin bestehen können, dass sie als Spezialgesetze allgemeinerer Naturgesetze erkannt werden, und dass man sie aus jenen ableiten kann, wenn man die besonderen Bedingungen kennt, unter denen sich die Erscheinungen in dem betreffenden Falle vollziehen. Und damit komme ich zu dem Schluss, dass es zum Fortschritt der Wissenschaft, der uns doch allen am Herzen liegt, ersprießlicher wäre, Schritt für Schritt auf dem Wege der Erforschung

jener Spezialgesetze fortzuschreiten und es unsren Nachkommen zu überlassen zu entscheiden, wie diese Gesetze mit den sonst erkannten allgemeinen Naturgesetzen in Einklang zu bringen sein werden. J. Rosenthal.

H. Kleinpeter. Die Erkenntnistheorie der Naturforschung der Gegenwart.

Unter Zugrundelegung der Anschauungen von Mach, Stallo, Clifford, Kirchhoff, Hertz, Pearson und Ostwald dargestellt. Kl. 8, XII u. 156 S. Leipzig 1905. Joh. Ambr. Barth.

Im Anschluss an die im Titel genannten Forscher sucht der Verfasser, bekannt hauptsächlich als Übersetzer von Werken eines Teils der genannten Autoren, die allen oder den meisten derselben gemeinsamen Vorstellungen über die Grundsätze und Tragweite der Erkenntnistheorie zusammenfassend darzustellen. Er legt dabei hauptsächlichen Nachdruck auf das, was nach seiner Meinung jetzt schon als gesicherter Besitz anzusehen ist, während er die kritisch-historische Beurteilung der verschiedenen Ansichten einer späteren Bearbeitung vorbehält. Naturforscher, welche über die Grundlagen der Naturerkenntnis nachgedacht haben, werden mit des Verfassers Betrachtungsweise im allgemeinen einverstanden sein können, wenn sie auch in der einen oder anderen Einzelnheit zu anderen Ergebnissen gelangt sein sollten. Ein angehängtes Verzeichnis wichtiger Schriften über den Gegenstand wird denen willkommen sein, welche sich mit demselben noch mehr vertraut machen wollen, als es die Darstellung des Verfassers erlaubt. J. R.

Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde.

Herausgegeben von Dr. Otto Zacharias, Direktor der biologischen Station zu Plön. (Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung [E. Naegele]. Bd. I. Heft 2. Ausgegeben am 1. Oktober 1905. Heft 3. Ausgegeben am 1. Februar 1906.)

Wir haben vor nicht gar langer Zeit das erste Heft dieser „Neuen Folge der Forschungsber. a. d. biolog. Station zu Plön" angezeigt. Die nunmehr vorliegenden zwei weiteren Hefte schließen sich würdig dem ersten an. Es muss genügen, an dieser Stelle eine ganz kurze Übersicht über deren Inhalt zu geben.

Im zweiten Heft wird zunächst die Arbeit von G. Huber über die Montigglerseen (Südtirol) zu Ende geführt. Dieser Teil beschäftigt sich nun hauptsächlich mit dem Plankton, und zwar ebenso einlässlich mit Zoo- wie Phytoplankton. Es werden nicht nur trockene Listen der vorkommenden Lebewesen gegeben, sondern jede einzelne Art oder doch Artengruppe wird in ihrem Verhalten das Jahr hindurch einlässlich behandelt, mit spezieller Berücksichtigung der Variabilität. Der Zooplanktontolog namentlich wird diese Massen von Beobachtungen häufig zu Rate ziehen müssen.

Reichliches Beobachtungsmaterial enthält auch die folgende

kleinere Arbeit von Dr. V. Brehm: „Zur Kenntnis der Mikrofauna des Franzensbader Torfdistriktes". Daran schließt sich ein kleiner Aufsatz von Hugo Reichelt (Leipzig): „Zur Diatomeenflora des Schöhsees bei Plön". Den Schluss macht die Reproduktion von 23 Original-Mikrophotogrammen von Zacharias selbst, deren Originale auf der Hydrobiologischen Ausstellung zu Moskau 1903 mit einem ersten Preis ausgezeichnet worden waren.

Das dritte Heft eröffnet ein großer Aufsatz des Herausgebers über „Das Plankton als Gegenstand eines zeitgemäßen biologischen Schulunterrichtes". Da wir diesem Aufsatz eine separate Besprechung im Biol. Centralblatt widmen, genügt an dieser Stelle ein Hinweis darauf.

E. Lemmermann (Bremen) bespricht „Das Plankton einiger Teiche in der Umgegend von Bremerhaven". Da sich die Beobachtungen über ein ganzes Jahr erstrecken, so lässt sich auch hier die Periodizität im Auftreten der einzelnen Formen leicht konstatieren.

Über die Bedeutung der Planktontologie für die Meeresforschung im allgemeinen orientiert uns der „Vater der quantitativen Planktonforschung", Viktor Hensen: „Die Biologie des Meeres", Rede, gehalten am Stiftungsfest des naturwissenschaftlichen Vereins in Kiel.

Mehr referierender Natur ist der Aufsatz von G. Karsten, Bonn, „Über das Phytoplankton der Deutschen Tiefsee-Expedition", der ein recht anschauliches Bild gibt von der Verschiedenheit des Planktons unter den verschiedenen Breiten. — Das eigentümliche Phänomen der „Meeresverschleimung im Golfe von Triest während des Sommers 1905" behandelt Professor J. Cori (Triest). Als die Erzeuger dieses Meerschleims betrachtet er die Peridineen, welche bei ihrer Enzystierung eine quellbare Gallerte abscheiden. Dr. V. Brehm berichtet über „Einen neuen *Corycaeus* aus dem adriatischen Meere"; Zacharias über „Eine neue Dictyochide aus dem Mittelmeer". Ein Autorreferat von A. Pascher über seine Arbeit: „Zur Kenntnis der geschlechtlichen Fortpflanzung bei *Stigeoclonium sp.*; und ein einlässliches Referat des Herausgebers über die gewiss sehr interessante Arbeit von Max Samter: „Über die geographische Verbreitung von *Mysis relicta, Pallasiella quadrispinosa* und *Pontoporeia affinis* in Deutschland", schließen dieses Heft.

Diese kurze Übersicht zeigt wieder die Mannigfaltigkeit des Gebotenen, und doch macht es uns den Eindruck, dass die Hydrobiologen und Planktontologen der Zeitschrift noch nicht die Beachtung schenken, die sie verdiente. Wie die Plöner Station eine Art Zentrum der Süßwasserbiologie darstellt, so sollte sich auch dieses Archiv mehr und mehr zu einem Zentralorgan für solche Bestrebungen auswachsen.

St. Gallen, Februar 1906. **Prof. Dr. P. Vogler.**

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVI. Bd. **15. April 1906.** **№ 8.**

Inhalt: **Jost**, Über die Reaktionsgeschwindigkeit im Organismus. — **Kranichfeld**, Die Erhaltung und die Kontinuität günstiger Varianten. — **Heinz**, Handbuch der experimentellen Pathologie und Pharmakologie. — **Zacharias**, Das Plankton als Gegenstand eines zeitgemäßen biologischen Schulunterrichts. — **Snyder**, Das Weltbild der modernen Naturwissenschaft nach den Ergebnissen der neuesten Forschungen. — **Hertwig**, Allgemeine Biologie. — **Fuchs**, International Catalogue of scientific Literature. — **Haydnck**, Über die Bedeutung des Eiweiß im Hefenleben. — **Henriksen**, The Danish Arctic Biological Station in Greenland.

Über die Reaktionsgeschwindigkeit im Organismus.

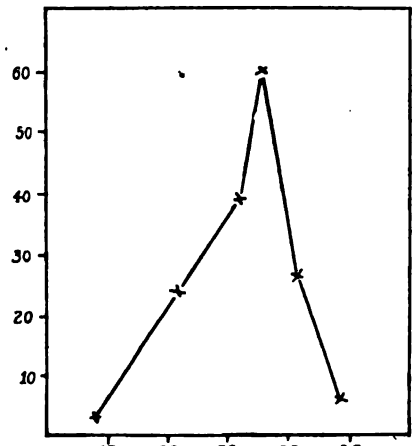
Von L. Jost.

Um die Abhängigkeit des Pflanzenwachstums von der Temperatur festzustellen, braucht man kein Thermometer und keinen Maßstab; man sieht in jedem Frühjahr, wie durch die zunehmende Wärme das Wachstum gesteigert wird. Als man die Beziehung zwischen Temperatur und Wachstum in der Pflanzengeographie und Phänologie zuerst wissenschaftlich verwerten wollte, da setzte man als selbstverständlich voraus, dass das Wachstum proportional mit der Temperatur zunehme. Eine bessere Einsicht in die Beeinflussung des Wachstums durch die Temperatur finden wir schon bei De Candolle (1832), doch hat erst Sachs (1860) vollen Einblick in die Gesetzmäßigkeiten erlangt. Er fand, dass das Wachstum bei einem für jede Spezies bestimmten „Minimum der Temperatur“ beginnt, dass es bei einem „Maximum“ aufhört, und dass es bei einem (gewöhnlich dem Maximum näher als dem Minimum liegenden) Temperaturwert seine größte Intensität erreicht. Diesen Punkt nennt Sachs das „Optimum“. Maximum, Minimum und Optimum bezeichnet er später als die „Kardinalpunkte“ der Temperatur.

Wenn wir die Resultate, die Sachs z. B. für die Abhängigkeit des Wurzelwachstums von der Temperatur fand, in Form einer Kurve geben, so erhalten wir Fig. 1; auf der Abszisse sind die Temperaturgrade verzeichnet, die Ordinaten stellen die in zweimal 24 Stunden erreichten Längen (Millimeter) der Keimwurzel von *Zea Mays* vor.

Schon im Handbuch der Experimentalphysiologie (1865, S. 69) und noch deutlicher im Lehrbuch der Botanik (1874, S. 700) weist dann Sachs darauf hin, dass man eine ähnliche Kurve — wir wollen sie „Optimum"kurve nennen — auch für andere physiologische Funktionen erhält, die von der Temperatur abhängen, so z. B. für die Chlorophyllbildung, die Sauerstoffausscheidung im Sonnenlicht, die Reizbarkeit der Mimose, die Protoplasmabewegung. Aber nicht nur die Temperatur, auch das Licht liefert eine ähnliche Kurve, insofern als bei der Wellenlänge von 0,0005889 mm die optimale Wirkung für die CO_2-Assimilation liegt (Sachs 1874, S. 718). In seinen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie (1882, S. 233) endlich hat dann Sachs die Wichtigkeit dieser Optimumkurve noch sehr viel schärfer hervorgehoben. Er schreibt:

Fig. 1.



„Man geht wohl nicht zu weit in der Annahme, dass jede Abhängigkeit[1]) einer physiologischen Funktion von irgendeiner äußeren Einwirkung diese Form einer zuerst auf- und dann wieder absteigenden Kurve annimmt und dass wir in der letzteren eines der fundamentalen Gesetze der Physiologie vor uns haben. Da wir nun jede Abhängigkeit einer Vegetationserscheinung von äußeren Einwirkungen als Reizbarkeit bezeichnen dürfen, so repräsentiert die genannte Kurvenform also das fundamentale Gesetz der Reizbarkeit."

Es ist wohl vielfach übersehen worden, dass dieses Gesetz schon einige Jahre vorher von L. Errera (1878) ebenfalls als ein allgemein für die Organismen charakteristisches ausgesprochen worden ist. Als dann später (1896) Errera in einem Essai nochmals auf das Optimum zu sprechen kam, bemühte er sich nicht nur, zu zeigen, dass es für physiologische Vorgänge bei Tieren und

1) Dies und das folgende bei Sachs nicht gesperrt.

Pflanzen in gleicher Weise gilt, sondern er legte außerdem ganz besonderen Nachdruck auf die Tatsache, dass auch in der anorganischen Natur wenigstens gelegentlich eine Optimumkurve auftrete. „Ne se présente-t-il pas vers 4° une sorte d'optimum de temperature pour la densité de l'eau liquide, vers 33° pour la solubilité du sulfate de soude, à partir de 65° jusq'à 98° pour la solubilité du sulfate ferreux?" (weitere Beispiele l. c. S. 26ff.).

Eine kritische Stellung zu der Optimumkurve nimmt Pfeffer ein. In seiner Pflanzenphysiologie (1904, II. S. 78) sagt er: „Überhaupt wird die graphische Darstellung der meisten physiologischen Reaktionen eine analoge Kurve liefern . . . Indes muss sich nicht gerade in allen Fällen . . . ein ausgesprochenes Optimum einstellen. Dieses fehlt z. B. in der Atmungskurve, die mit der Temperatur bis zum Eintritt der Schädigung ansteigt, während die Kurve der Kohlensäureassimilation unter denselben Umständen ein Optimum zeigt."

Bei diesem Hinweis auf die Abhängigkeit der Atmung von der Temperatur stützt sich Pfeffer namentlich auf die Untersuchungen von Kreusler (1885—90), die nicht ohne Widerspruch geblieben sind. Clausen (1890) und Ziegenbein (1893), zwei Schüler Detmers, sind es namentlich, die für ein Optimum bei der Atmung eingetreten sind. Darüber ist man sich einig, dass bei hohen Temperaturen, die dem Tötungspunkt der Pflanze nahe liegen, ein Abfall der Atemkurve erfolgt; der Streit dreht sich nur darum, ob dieser Abfall schon ein Ausdruck der Schädigung der Pflanze ist, oder ob er bereits bei einer Temperatur erfolgt, die noch unschädlich ist. Die Kontroverse ist um so schwerer zu entscheiden, als das Temperaturmaximum nicht, wie man wohl glauben könnte, ein scharf fixierter Punkt ist. Vielmehr spielt bei seiner Bestimmung die Dauer seiner Wirkung eine ganz bedeutende Rolle. So hat schon 1863 Sachs gezeigt, dass z. B. die Mimose für einige Minuten eine Temperatur von 50° C. und darüber ertragen kann, während sie bei längerer Einwirkung dieser Temperatur so gut zugrunde gehen dürfte wie andere Pflanzen.

Nun sind in neuester Zeit einige Arbeiten erschienen, die offenbar die angedeutete Streitfrage aus der Welt schaffen und die ein noch sehr viel weiter gehendes Interesse dadurch besitzen, dass sie die Frage nach dem Gang der physiologischen Reaktionen im Vergleich zu chemischen Reaktionen in vitro aufwerfen und zum Teil beantworten. Dass die Atmung und die Kohlensäureassimilation Prozesse sind, die als chemische Reaktionen bezeichnet werden müssen, ist ganz selbstverständlich, wenn auch diese Vorgänge eventuell durch das Substrat, in dem sie sich abspielen, sehr kompliziert sein mögen. Jedenfalls ist es viel näher liegend,

sie mit Oxydationen und Reduktionen oder sonstigen chemischen Umsetzungen zu vergleichen, die sich an in Wasser gelösten Stoffen abspielen, als mit der Dichtigkeitsänderung des Wassers oder mit der Lösung von Salzen, wie das Errera getan hat. Nach van t'Hoff (1901) hängt nun bei zahlreichen chemischen Vorgängen die Reaktionsgeschwindigkeit in der Weise von der Temperatur ab, dass sie sich mit dem Steigen der Temperatur um 10° C. in der Regel verdoppelt bis verdreifacht; der Quotient für zwei Geschwindigkeiten im Temperaturintervall von 10° ($= q_{10}$) beträgt also 2—3 [1]). Unter den Beispielen van t'Hoff's (l. c. 225) interessiert den Biologen neben einigen Enzymwirkungen namentlich auch die Pflanzenatmung, die auf Grund der Beobachtungen von Clausen an *Lupine, Mays* und *Syringa* hier angeführt wird. Innerhalb der Temperaturgrenzen 0 und 25° soll hier $q_{10} = 2{,}5$ sein. Dieser Hinweis van t'Hoff's auf das biologische Gebiet ist nicht auf unfruchtbaren Boden gefallen. Es hat zunächst Cohen (zitiert nach Höber 1902, S. 324) aus Versuchen von Hertwig berechnet, dass die Entwickelungsgeschwindigkeit der Froschembryonen nach der van t'Hoff'schen Regel von der Temperatur abhängt. Entsprechendes zeigte Abegg (1905) auf Grund von Beobachtungen Peter's an Seeigeleiern. Als dann im Jahre 1904 die vortreffliche Experimentaluntersuchung Matthaei's über die Abhängigkeit der CO_2-Assimilation des Laubblattes von der Temperatur erschienen war, hat sowohl A. Kanitz (1905) wie F. Blackman (1905) die Resultate dieser Untersuchung mit der van t'Hoff'schen Regel verglichen. Besonders fruchtbringend erscheint uns die Diskussion Blackman's. Von ihr gibt das Folgende eine kritische Besprechung. Außerdem sollen noch einige naheliegende Erscheinungen, die Blackman nicht berührt hat, in den Kreis der Betrachtungen gezogen werden.

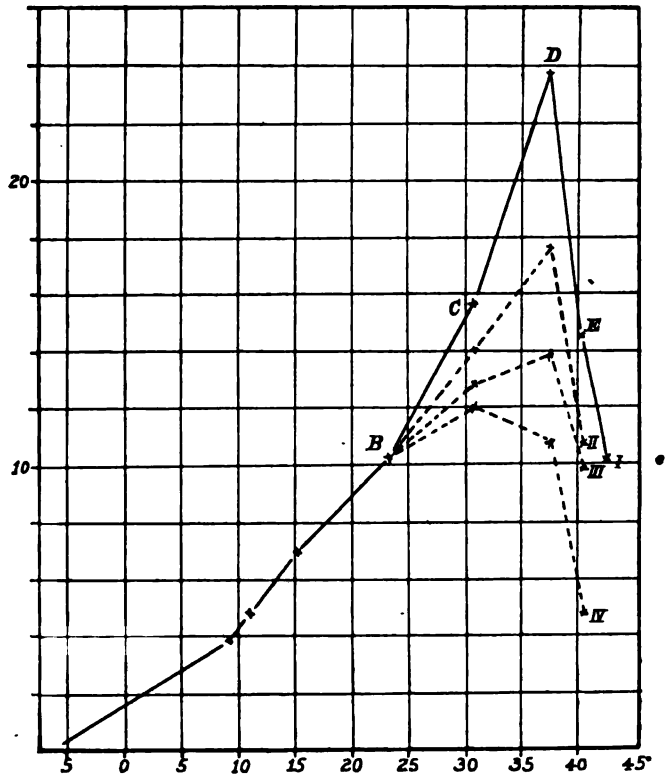
Zunächst müssen wir den Untersuchungen von Miss Matthaei unsere Aufmerksamkeit schenken. Wir können nicht besprechen, durch welche besonderen Vorsichtsmaßregeln und Versuchsanordnungen diese Untersuchungen den früher ausgeführten überlegen sind, wir erwähnen nur, dass mit einzelnen, abgeschnittenen Blättern von *Prunus Laurocerasus* experimentiert wurde, die in einem kontinuierlichen Strom einer relativ kohlensäurereichen Luft bei verschiedenen Temperaturen einer starken künstlichen Lichtquelle exponiert wurden. Jede einzelne Temperatur, die, wenn nötig, thermoelektrisch im Blatte selbst bestimmt wurde, wirkte zunächst einmal $1^1/_2$ Stunden auf das Blatt ein; dann erst wurde von Stunde zu Stunde die vom Blatt zerlegte Kohlensäure bestimmt und aus

1) In der van t'Hoff'schen Tabelle sind auch andere Werte für den Quotienten q_{10} zu finden. Im einen Extrem beträgt er 1,2, im anderen 7.

diesen Werten nach Berücksichtigung der Atmung — die folgende Kurve gewonnen (Fig. 2, ausgezogene Linie).

Wie man sieht, handelt es sich um eine typische Optimumkurve; die Kardinalpunkte liegen bei -6^0, $+37^0$ und $+53^0$. Bei Betrachtung dieser Kurve hat Kanitz (1905) konstatiert, dass sie zwischen 0 und 37^0 der van t'Hoff'schen Regel entspricht und

Fig. 2.



Auf der Abszisse ist die Temperatur angegeben. Die Ordinaten bezeichnen die pro Stunde assimilierten Mengen von CO_2 (in Milligramm). Die ausgezogene Kurve *(I)* entspricht den ersten Ablesungen. Die gestrichelten Kurven sind auf Grund von Bestimmungen entworfen, die in aufeinanderfolgenden Stunden gemacht wurden *(II—IV)*.

einen mittleren Quotienten $q_{10} = 2{,}06$ ergibt. Im einzelnen zeigt dieser Quotient folgende Differenzen:

(0—10°)	(10—20°)	(20—30°)	(30—37°)
2,40	2,12	1,76	1,81

In diesem Fallen des Quotienten erblickt Kanitz eine weitere Bestätigung der van t'Hoff'schen Regel, denn diese sagt in der Tat, dass der Quotient mit steigender Temperatur abnehmen soll.

Von dem oberhalb 37° gelegenen Teil der Kurve sagt Kanitz, er sei „natürlich unserer Betrachtung entzogen" und von dem unterhalb 0° gelegenen bemerkt er, dass er eine sehr starke Vergrößerung des Quotienten (28,7) anzeigt. Diese „gibt den hemmenden Einfluss der großen Kälte auf den Assimilationsvorgang wieder."

Es mag dem Chemiker Befriedigung gewähren, zu konstatieren, dass bei gewissen mittleren Temperaturen die Geschwindigkeitsänderung der CO_2-Assimilation in der gleichen Weise von der Temperatur abhängt wie die anderer Reaktionen; für den Physiologen, hat zweifellos gerade die Frage nach der Veränderung der Reaktionsgeschwindigkeit bei den Temperaturen, die dem Minimum und dem Maximum naheliegen, das größere Interesse. Mit dieser Frage, wenigstens mit einem Teil derselben, mit den Ursachen der Veränderung der Geschwindigkeit in der Nähe des Optimums hat sich Blackman (1905) beschäftigt. Er frägt zunächst, wie müsste die Assimilationskurve aussehen, wenn sie nach der van t'Hoff'schen Regel gestaltet wäre? Er berechnet zu dem Zweck den Quotienten q_{10} für das Intervall 9—19°. Er findet den Wert 2,1. Damit konstruiert er dann die in Fig. 3 gestrichelte Kurve, er nimmt also an, dass q_{10} innerhalb der in Betracht kommenden Temperaturen primär keine Veränderung erfahre.

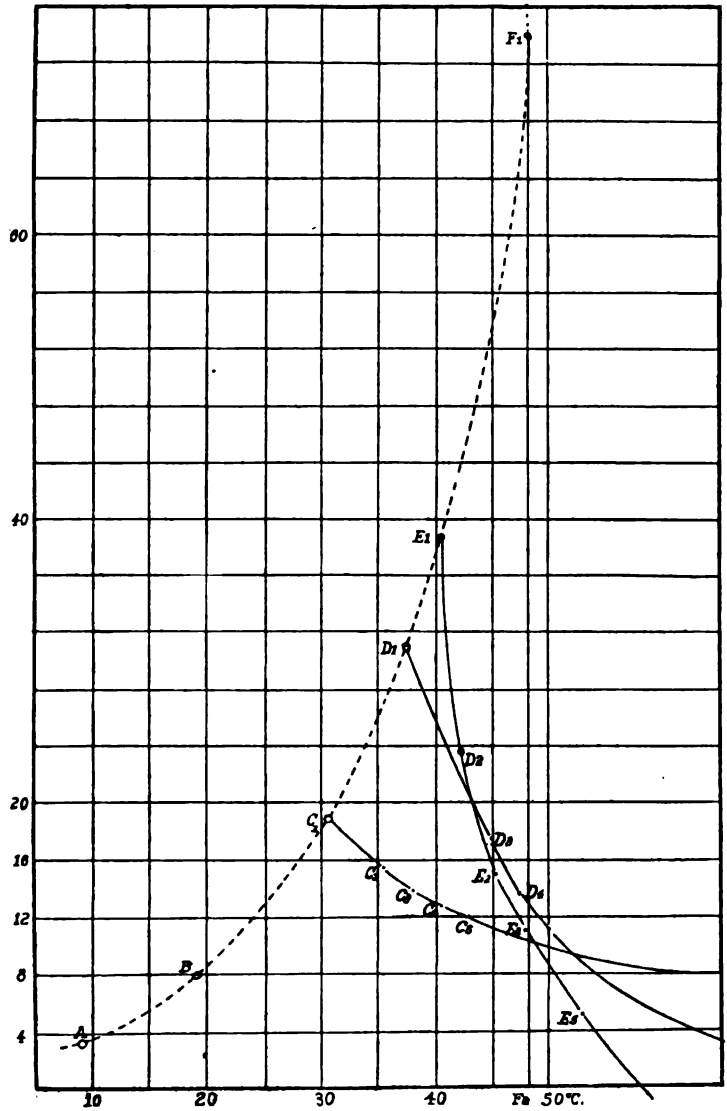
Diese hypothetische Kurve wird von der realen Kurve (Fig. 2) nur bei niederen Temperaturen erreicht; je höher die Temperatur, desto mehr bleibt der Wert der Assimilation hinter dem hypothetischen Wert zurück. Nun haben aber die quantitativen Studien von Miss Matthaei gezeigt, dass bei niederer Temperatur bis zu 23,7° C. (*B* in Fig. 2) die Assimilationsgröße in aufeinanderfolgenden Stunden im wesentlichen ungeändert bleibt, dass sie aber bei 30,5° C. und noch mehr bei höheren Temperaturen mit der Zeit in gesetzmäßiger Weise sinkt. Folgende Mengen Kohlensäure (Zehntelmilligramm) wurden pro Stunde und pro 50 cm² Blattfläche assimiliert (nach Berechnung von Blackman 1905, 284).

Stunden nach Beginn der betr. Temperatur	30,5°	37,5°	40,5°
1½—2½	157	237	147
2½—3½	149	176	108
3½—4½	129	139	98
4½—5½	120	109	48

Daraus entnehmen wir, dass die in Fig. 2 dargestellte ausgezogene Kurve nicht als die Assimilationskurve schlechthin bezeichnet werden kann; denn wenn die betreffende Temperatur länger eingewirkt hat, so erhalten wir andere Assimilationskurven (II—IV), die mit gestrichelten Linien eingezeichnet sind. Abgesehen von der sukzessiven Größenabnahme des Optimums zeigt sich vor allem eine Verschiebung seiner Lage: es liegt bei der

ersten Bestimmung (Kurve I) bei 37,5° C. oder wahrscheinlich noch höher, vier Stunden später (Kurve IV) bei 30,5°. Welche von

Fig. 3.



Theoretische Kurve der Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur. Assimilation in Milligramm zerlegter CO_2 pro Stunde angegeben.

diesen Kurven ist nun die richtige? Offenbar keine! Denn es geht ja aus den Beobachtungen hervor, dass die höheren Temperaturen die Assimilation herabdrücken, und es kann keinem Zweifel

unterliegen, dass diese ihre Wirkung sofort mit ihrem Einsetzen beginnt. Wenn wir also unser erstes Resultat nicht erst $2^1/_2$ Stunden nach Beginn der Temperaturwirkung, sondern sofort mit ihrem Einsetzen erhalten könnten, so würden wir zweifellos eine viel steilere Kurve erhalten. Leider lässt nun aber die verwendete Methode eine Bestimmung des Initialwertes der Assimilation nicht zu. Da ist Blackman auf einen guten Gedanken gekommen, um über diesen Wert auf einem anderen Wege eine Vorstellung zu bekommen. Er trägt die fallenden Werte der Tabelle in ein Koordinatensystem ein, dessen Abszisse die Zeit, dessen Ordinaten die Assimilation darstellen und verlängert die so erzielten Kurven rückwärts. Es stellt sich heraus, dass man so primäre Assimilationswerte erhält, die mit denen der hypothetischen Kurve Fig. 3 recht gut übereinstimmen. Das wird am deutlichsten, wenn man in Fig. 3 das Abszissenintervall, das $2^1/_2{}^0$ entspricht, willkürlich als Zeitintervall von einer Stunde benützt und so die sukzessiven Werte bei 30,5°, also C_2, C_3, C_4, C_5 in einem Abstand von 2, 3, 4, 5 Stunden von C_1 und entsprechend D_2 bis D_4, E_2 bis E_4 einträgt. Werden die Kurven rückwärts verlängert, so zeigt sich, dass man ihnen keine große Gewalt anlegen muss, um sie zu den theoretischen Werten C_1 bezw. D_1, E_1 zu lenken. Daraus schließt Blackman, dass die hypothetische Kurve der Fig. 3 in der Tat die primäre Assimilationskurve ist. Diese ist demnach keine Optimumkurve. Das Optimum wird bloß vorgetäuscht, weil die theoretischen Initialwerte bei 30° langsam, bei 40° rasch sinken. Mit dem Steigen der Temperatur kommen wir dann bei etwa 48° an eine Temperatur, bei der die Herabdrückung des theoretischen Wertes so rasch erfolgt, dass die Assimilation praktisch gleich Null wird. Dieses deutet die Ordinate F_1F_2 an.

Gegen diese Deduktion lassen sich mancherlei Einwände machen. Ein Blick auf Fig. 3 zeigt, dass D_2 weit außerhalb der D-Kurve liegt (zufällig ist er in die E-Kurve geraten!) und Punkt E_4, der gar nicht eingezeichnet ist, liegt auch nicht am richtigen Ort (vgl. Tabelle S. 230). Wichtiger scheint uns, dass die ganze Hypothese auf zu schwacher experimenteller Basis ruht. Die Präzision der Matthaei'schen Experimente kann die geringe Anzahl derselben nicht aufheben und die maßgebenden Versuche sind tatsächlich alle nur ein einzigesmal ausgeführt worden (Matthaei l. c. 104. Exp. 58, 59, 60). Da aber die Konstanz der Assimilation bei niederen Temperaturen (vgl. z. B. Matthaei Exp. 56 u. 57) keineswegs eine absolute war, vielmehr beträchtliche Schwankungen auch hier zur Beobachtung kamen, so ist eben doch nicht ausgeschlossen, dass die Werte bei 30° C. und höher auch von Zufälligkeiten beeinflusst wurden. In der Tat hat denn auch Miss Matthaei die Einzelwerte nicht zur Berechnung des zeitlichen Verlaufes

der Herabdrückung der Assimilation verwendet; das hat erst Blackman getan. Unseres Erachtens wären dazu mehr Beobachtungen nötig gewesen und vor allem eine andere Methode, die eine früher beginnende und in kürzeren Intervallen wiederholte Messung der Assimilationsgröße erlaubt hätte: die Gasblasenmethode. Wir kommen hierauf alsbald zurück.

Trotz dieser Bedenken scheint uns die Deduktion Blackman's sehr bedeutungsvoll. Wir halten es für recht wahrscheinlich, dass die Assimilationskurve nur durch die sekundären Schädigungen bei höheren Temperaturen eine Optimumkurve wird. Die primäre, theoretische Kurve unterscheidet sich von anderen Reaktionskurven nicht, wenn sie vielleicht auch nicht ganz so aussieht wie die Kurve in Fig. 3. Damit ist dann aber auch gesagt, dass die Assimilationskurve prinzipiell mit der Atmungskurve übereinstimmt und der Streit um das Optimum bei der Atmung ist wesenlos geworden. Denn es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass die Depression der Atmung die in Clausen's Versuchen oberhalb 40° allgemein eintritt, auf einer Schädigung beruht. Diese Schädigung braucht nicht tödlich zu werden. So gut wie wir bei 30° C., einer Temperatur, die die Pflanze zweifellos dauernd ertragen kann, eine Depression der CO_2-Assimilation sehen, ebenso kann oberhalb 40° C. eine Atmungsdepression auftreten, die dann mit höheren Temperaturen rasch an Intensität zunimmt. Bei 45° ist aus Clausen's Zahlen kein sicherer Schluss auf die Abnahme der Atmung mit der Zeit zu machen, weil zu große Schwankungen auftreten, bei 50° C. ist aber der zeitliche Abfall ganz evident. Der Unterschied zwischen Atmungs- und Assimilationskurve dürfte demnach hauptsächlich darin zu suchen sein, dass der Atmungsvorgang sich resistenter als die Assimilation gegen den schädigenden Einfluss der Temperatur erweist. — Es liegen bis jetzt keinerlei Anhaltspunkte für die Annahme vor, dass auch schon bei 30° C. im Laufe einiger Stunden eine bemerkenswerte Schwächung der Atmung erfolge. Dennoch entspricht die Atmungsintensität bei 30° gegenüber 20° durchaus nicht dem Faktor q_{10} der bei 0° oder bei 10° errechnet werden kann. Überhaupt weicht die Atemkurve in sämtlichen Versuchen Clausen's weit ab von der Gestalt, die man erhalten würde, wenn man sie nach van t'Hoff's Angabe mit dem Quotienten $q_{10} = 2{,}5$ konstruieren wollte. Tatsächlich sinkt der Wert q_{10} sehr stark:

Atmungsquotient q_{10}	0°	5°	10°	15°	20°	25°	30°	35°	40°
Lupinus luteus } keimende Samen .	2,5	2,4	2,4	1,7	1,9	1,7	1,3	1,0	0,4
Zea Mays } keimende Samen .	2,8	2,4	2,2	1,9	1,6	1,2	1,0	0,9	0.6
Syringa chinensis, Blüten	2,6	2,4	2,4	1,9	1,5	1,5	1,6	1,1	0,8

Dieses allmähliche Sinken des Quotienten schon bei niederen Temperaturen ist zweifellos durch die Blackman'sche Hypothese nicht zu erklären, es ist entweder eine rein chemische primäre Erscheinung oder es ist durch unbekannte Einflüsse sekundär entstanden. Wir erinnern uns, dass van t'Hoff eine Abnahme von q_{10} mit der Temperatur angibt und dass Kanitz die bei der CO_2-Assimilation beobachtete Abnahme in dieser Weise erklären wollte. Somit wird uns die Blackman'sche theoretische Kurve (Fig. 3) von neuem Bedenken einflößen; wir werden vermuten, dass die theoretische Kurve für Atmung und für Assimilation nicht so steil verläuft. Das ändert aber nichts an der Tatsache, dass diese primäre Kurve durch den Einfluss der Temperatur weiterhin deprimiert wird.

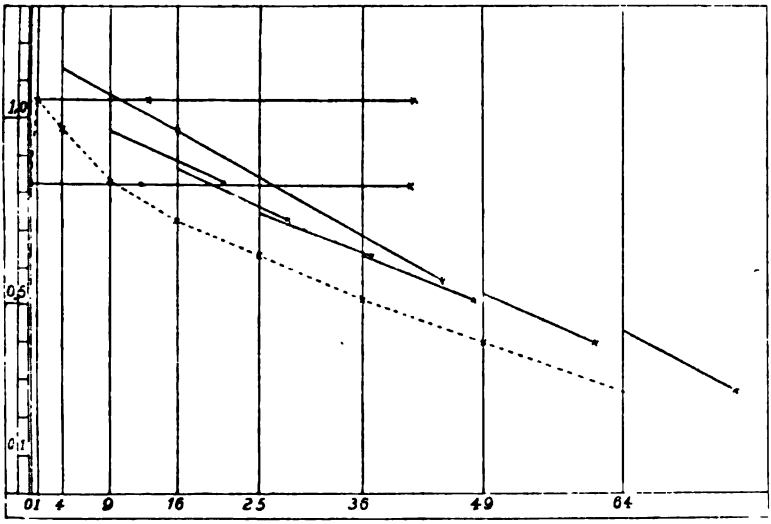
Wenn wir nun nach der Art dieses Temperatureinflusses fragen, so sind wir in Ermangelung aller Tatsachen auf Vermutungen und auf Analogieschlüsse angewiesen. Zunächst müssen wir konstatieren, dass ein solcher Temperatureinfluss nicht nur bei Atmung und Assimilation sich bemerkbar macht. Schon oben wurde auf die allmählich sich summierende Schädigung hoher Temperaturen bei Mimosa aufmerksam gemacht. Wir können jetzt hinzufügen, dass auch bei Bakterien z. B. ähnliches beobachtet worden ist. So zeigte Eidam (1875), dass eine Temperatur von 45—47° C., wenn sie während $^1/_2$ bis 3 Stunden auf *Bacterium Termo* einwirkt, keine Schädigung hervorruft; wirkt sie aber länger als 4 Stunden ein, so war eine spätere Entwickelung bei optimaler Temperatur um so mehr gehemmt, je länger die Dauer der schädigenden Temperatur war. Betrug diese 12 oder mehr Stunden, so war die Entwickelungsfähigkeit überhaupt vernichtet.

Wenn wir uns nach analogen Einwirkungen anderer Faktoren auf die CO_2-Assimilation umsehen, so werden wir zunächst an die Lichtwirkung denken. Es ist ja schon lange bekannt, dass intensives Sonnenlicht den Chlorophyllfarbstoff zerstört. Wir unterlassen aber die Diskussion der älteren Literatur und besprechen nur die neueste Arbeit auf diesem Gebiet von Pantanelli (1904). Sie ist gleichzeitig mit der Matthaei's erschienen und ergänzt sie in wesentlichen Punkten. Pantanelli arbeitete mit der bekannten Gasblasenmethode, die in außerordentlich kurzer Zeit schon Messungen der Assimilationsgröße erlaubt und deshalb bei einer etwaigen mit der Zeit vorschreitenden Änderung dieser Größe gute Dienste leisten muss. Einige mit *Elodea* ausgeführte Versuche sind in der folgenden graphischen Darstellung (Fig. 4) zusammengestellt. Die Abszisse gibt die beim Versuche verwendete Lichtintensität $^1/_4$ bis $^{64}/_1$ Sonnenlicht an. In der Ordinate jeder untersuchten Intensität ist die Zahl der in der Zeiteinheit (Sekunde) ausgeschiedenen Gasblasen als Maß der Intensität aufgetragen. Es ist dann ferner die Ver-

änderung dieser Intensität in der Zeit durch eine nach rechts laufende Kurve ausgedrückt, wobei die Entfernung von 8 Lichteinheiten willkürlich für die Zeit von 10 Minuten gewählt wurde. Im allgemeinen ist die Assimilationsgröße beim Beginn einer bestimmten Lichtintensität und nach einer Einwirkung von 15 Minuten eingezeichnet; nur bei $J = {}^1/_4$, 1 und 4 ist außerdem auch noch der Wert nach 52 Minuten mitgeteilt. Eine gestrichelte Kurve verbindet die Assimilationswerte, die nach 15′ Einwirkung der betreffenden Intensität erhalten werden.

Die Darstellung lehrt, dass die Initialwerte der Assimilation von $J = {}^1/_4$ bis zu $J = 4$ stetig steigen; während aber bei $J = {}^1/_4$ und $J = 1$ der anfängliche Wert auch nach 52′ erhalten ist, nimmt

Fig. 4.



derselbe bei $J = 4$ kontinuierlich und zwar der Zeit direkt proportional ab. Ebenso finden wir bei allen höheren Lichtintensitäten im Laufe von jeweils 15′ einen sehr starken Rückgang. Wir bemerken zugleich, dass auch die Initialwerte von $J = 4$ ab immer mehr sinken und man könnte deshalb geneigt sein, die Intensität 4 oder 1 als optimal anzusprechen; $J = 4$, wenn man als optimale Intensität die Helligkeit bezeichnet, bei der anfangs die maximale Leistung erfolgt, $J = 1$, dagegen, wenn man für die dauernde höchste Leistung die Bezeichnung Optimum passender findet. Dass bei genauerem Zusehen keine dieser Intensitäten als Optimum schlechthin bezeichnet werden darf. werden wir später sehen (S. 242). Einstweilen interessiert uns der Abfall der Assimilation bei starker Beleuchtung, den wir dem Abfall bei höherer Temperatur vielleicht

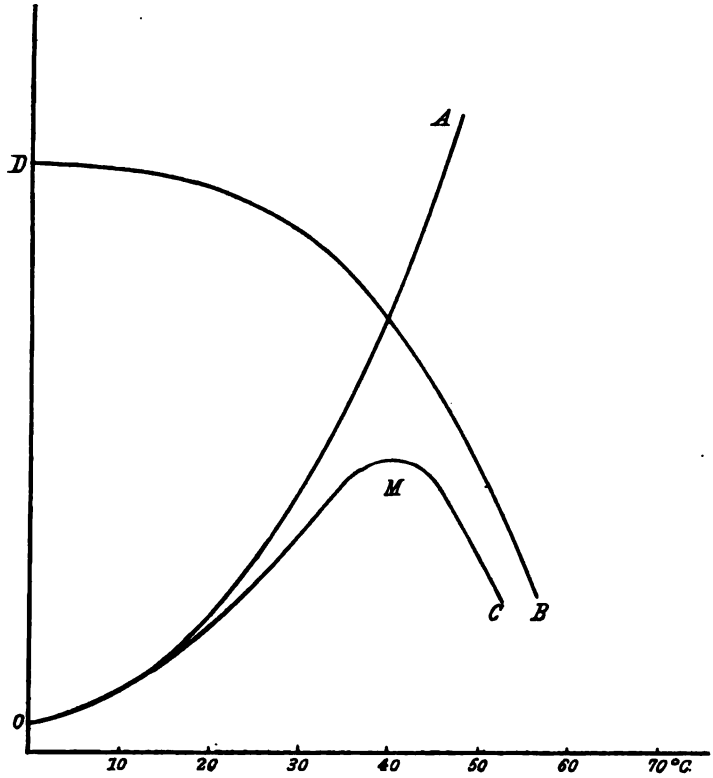
an die Seite stellen dürfen, wenn er auch anscheinend nach anderen Gesetzen erfolgt als jener. Das letzte Wort über die Art des Abfalles wird freilich erst dann ausgesprochen werden können, wenn auch der Einfluss der Temperatur auf die Assimilation mit der Gasblasenmethode an *Elodea* studiert sein wird.

Was wissen wir nun aber über die Ursache der Assimilationsschwächung bei hoher Lichtintensität? Pantanelli hat den Vorgang mit der Ermüdung des Muskels verglichen und er findet die Ähnlichkeit zwischen beiden Vorgängen ganz frappant, wenn er die Assimilation nicht kontinuierlich, sondern intermittierend erfolgen lässt. Die Erholung tritt um so rascher und ausgiebiger ein, je kürzere Zeit die Exposition dauerte und je schwächer das Licht war. Die Ursache der Ermüdung kann nicht in der Anhäufung von Assimilationsprodukten liegen, dann bei einer größeren Zufuhr von CO_2 nimmt die Assimilation noch zu. Auch die im starken Licht tatsächlich erfolgende Chlorophyllzerstörung kann nicht die Ursache der „Ermüdung" sein. Da die Ermüdung außerordentlich rasch durch Ruhe aufgehoben wird, so müsste auch die Regeneration des Chlorophylls sehr schnell vonstatten gehen. Nach Pantanelli fehlt indes der sehr verbreiteten Anschauung einer fortwährenden Zerstörung und Wiederbildung von Chlorophyll die experimentelle Grundlage durchaus. Da wo eine nachweisbare Chlorophyllzerstörung eingetreten ist, da tritt niemals eine Neubildung ein, es erfolgt vielmehr früher oder später der Tod. Somit bleibt nichts anderes übrig als die Ursache der Ermüdung im Protoplasma des Chloroplasten zu suchen. „Das Plasma der Chloroplasten arbeitet, ermüdet und erholt sich; das Chlorophyll bleibt dabei in den meisten Fällen primär ganz indifferent" — so lautet das Hauptresultat der Studien Pantanelli's.

Diese Anschauung ließe sich wenigstens zum Teil auch dann noch aufrecht erhalten, wenn gezeigt werden könnte, dass ein Enzym die Ursache der CO_2-Assimilation ist. Dass dieser Nachweis früher oder später geliefert werden dürfte, daran zweifelt wohl kaum jemand. Wenn er geliefert ist, so wird man aber doch das Protoplasma nicht außer Rechnung lassen dürfen, da es die Wirkung der Enzyme zu regulieren pflegt. Trotzdem wird es von Interesse sein zu untersuchen, ob in der Abhängigkeit der Enzymtätigkeit von der Temperatur sich irgendwelche Analogien zu den Ermüdungserscheinungen der Chloroplasten darbieten. Wegen aller Détails verweisen wir auf Kapitel 10 im 2. Band von Duclaux's Mikrobiologie und erwähnen hier nur folgendes: Da es sich bei der Enzymwirkung um einen rein chemischen Vorgang handelt, so sollte man glauben, seine Abhängigkeit von der Temperatur ließe sich in einer Kurve darstellen etwa von der Form *OA* in Fig. 5. Statt dessen tritt uns eine ausgesprochene Optimumkurve entgegen,

deren Gipfel freilich häufig bei höherer Temperatur liegt als bei der Kurve *OMC*. Nun ist bekannt, dass die Enzyme unter dem Einfluss der Temperatur zerstört werden, so dass ihre Wirksamkeit bei niederer Temperatur sehr langsam, bei mittlerer Temperatur schon nennenswert und bei hoher Temperatur ganz rapid abnimmt. Stellt die Ordinate *OD* die Wirksamkeit eines Enzyms bei 0° vor, so liefert die Kurve *DB* ein Bild der Abnahme der Enzymwirkung mit der Temperatur. Es ist leicht zu verstehen, wie sich die beiden

Fig. 5.



Schema nach Duclaux.

Kurven *OA* und *DB* zur Optimumkurve *OC* zusammensetzen. Auch vom Licht ist bekannt, dass es schädlich und schließlich tödlich auf Enzyme einwirkt. Man geht also kaum zu weit, wenn man sagt, die bei der CO_2-Assimilation beobachteten Ermüdungszustände können sehr wohl durch eine Zerstörung des hypothetischen Enzyms bewirkt sein; die Erholung dürfte dann von der Neubildung dieses Enzyms durch das Protoplasma herrühren. Es ist nicht ohne Interesse, hier zu bemerken, dass die schädigende Wirkung

äußerer Faktoren an den Enzymen sich ganz besonders dann geltend macht, wenn diese ihre spezifische Tätigkeit nicht ausüben können (cfr. Duclaux 1899). Vielleicht können wir damit die bekannte Tatsache in Beziehung setzen, dass Laubblätter am Licht im kohlensäurefreien Raum viel rascher zugrunde gehen als im dunklen Raum (Vöchting 1891, Jost 1895). Die Zerstörung des Chlorophylls erfolgt offenbar im Sonnenlicht dann ganz besonders rasch, wenn es nicht arbeiten kann. Das Absterben des Blattes ist wahrscheinlich erst eine Folge der Schädigung des Chlorophylls.

Sehen wir uns nach anderen chemischen Vorgängen im Organismus um! Im Anschlusse an die Atmung werden wir die Gärung zu betrachten haben. Trotz vieler und guter Untersuchungen liegt doch z. Zt. über die Abhängigkeit der alkoholischen Gärung von der Temperatur kein klares einwandsfreies Resultat vor. Von allen den Schwierigkeiten, die da zu überwinden sind, wollen wir hier nicht sprechen. Wir wollen nur einige der einschlägigen Versuche Chudiakow's (1894) betrachten. Zunächst einen Versuch, in dem die Hefe in reinem Zucker (10%) ohne Nährsalze bei Luftzuleitung gehalten wurde. Die folgende Tabelle gibt an, wieviel Milligramm CO_2 in zwei Versuchen bei verschiedenen Temperaturen gebildet wurde.

	20°	25°	30°	35°	40°
In ½ Stunde	60	98	107	**114**	87
In 2 Stunden	46,5	57,5	**79,5**	56	41

Man sieht sofort, hier haben wir eine Optimumkurve vor uns. Während aber bei ½stündiger Einwirkung jeder geprüften Temperatur ihr Gipfel auf 35° liegt, finden wir ihn bei jeweils 2stündiger Einwirkung auf 30°. Die Analogie mit den Resultaten Matthaei's bei der CO_2-Assimilation springt in die Augen, und man wird vermuten dürfen, dass auch hier die primäre Kurve keine Optimumkurve sei. Dass die mit der Zeit fortschreitenden Hemmungen gerade in einem Absterben der Hefe unter diesen speziellen Kulturbedingungen bestehen, wie Chudiakow glaubt, ist von diesem Forscher nicht bewiesen worden und ist nach anderweitigen Erfahrungen nicht recht wahrscheinlich. Begnügen wir uns also mit der Tatsache der Hemmung und betrachten wir noch eine andere Versuchsreihe Chudiakow's, in der die Hefe außer Zucker auch weinsaures Ammonium und Aschenbestandteile erhielt (Vers. 22 u. 23, l. c. 526).

Abgegebene CO_2 in Milligramm.

Stunde	25°	35°	40°
1	17,4	26,5	**31,4**
2	18,2	**25,4**	19,5
3	20,5	21,2	14,2
4	16,2	17,3	8,2

Stunde	25°	35°	40°
5	14,2	13,2	4,3
8	14,5	9,5	—
10	12,5	6,2	—
13	8,2	5,2	—
29	3,2	—	—

Da sehen wir die rapide Abnahme der Gärung bei 40°, eine weniger rasche bei 35° und eine langsamere bei 25°. Die Folge ist, dass das Maximum der Leistung in der ersten Stunde bei 40°, in der zweiten bei 35° und in der fünften bei 25° liegt. Der Abfall erfolgt aber (namentlich bei 25°) nicht so regelmäßig, dass man versuchen könnte, so wie das Blackman bei der Assimilation getan hat, daraus die primäre Kurve zu konstruieren.

Für die Gärung sind wir dank den Untersuchungen Buchner's über das wirksame Enzym besser orientiert als bei der Atmung und Assimilation. Es ist darum von Interesse, zu sehen, wie die im Reagenzglas stattfindende Gärung durch Zymase von der Temperatur abhängt. Leider können wir aber die betreffenden Versuche (Buchner, 1903, S. 148) nicht verwenden, weil sie nicht mit reiner Zymase angestellt sind, sondern mit einem Gemisch von Enzymen, darunter auch solchen, die die Zymase selbst angreifen. So hat denn auch Buchner selbst die rasch auftretende Schwächung der Zymase schon bei mittleren Temperaturen auf die Wirkung eines im Preßsaft enthaltenen tryptischen Enzyms zurückgeführt.

Neben Assimilation der Kohlensäure, Atmung und Gärung gibt es eine Fülle von chemischen Vorgängen, die unter dem von Blackman eingeführten Gesichtspunkt betrachtet werden können, wenn einmal die nötigen Untersuchungen ausgeführt sein werden. Für die drei genannten Prozesse aber können wir schon jetzt, trotz der Lückenhaftigkeit des Tatsachenmaterials, sagen, dass sie Vorgänge sind, die primär ohne Optimum verlaufen. Das zur Beobachtung kommende Optimum ist die Wirkung sekundärer Einflüsse und dementsprechend hat es keine ein für allemal feststehende Lage.

Von anderen Lebenserscheinungen in der Pflanze, für die ein Temperaturoptimum angegeben wird, wollen wir jetzt noch die Protoplasmabewegung und das Wachstum kurz ins Auge fassen. Dass an der Protoplasmabewegung chemische Vorgänge beteiligt sind, daran ist nicht zu zweifeln. Da sie aber ganz gewiss nicht allein maßgebend sind, so ist die Anwendung der Blackman'schen Betrachtungsweise von vornherein problematisch. Aus der Darstellung von Ewart (1903) kann man ersehen, dass die Lage der Kardinalpunkte der Plasmaströmung bei einer bestimmten Spezies vom Alter, vom Außenmedium, von der Dauer der Exposition und von der Geschwindigkeit der Temperaturänderung abhängt. Demnach ist es ganz selbstverständlich, dass die Optimumkurve die von Schäfer (1898) z. B. nach den Beobachtungen Velten's entworfen

worden ist, keinen Anspruch darauf machen kann, eine primäre Kurve zu sein. Da eine ausführliche Besprechung aller in Betracht kommenden Umstände viel zu weitläufig wäre, so wollen wir hier nur eine Tatsache anführen, die im Zusammenhang mit dem bisher Besprochenen von Interesse ist. Ewart (1903, S. 62) hat einige Angaben für *Nitella translucens* gemacht, aus denen sich folgende Geschwindigkeiten (in μ pro Sekunden) berechnen lassen:

	25°	30°	40°	45°
Dauer der Einwirkung . . .	24 h	5′ 20′	5′ 20′ 35′ 50′	1′ 6′ 21′ 41′
Geschwindigkeit	57	80 77	102 77 65 51	54 50 34 27

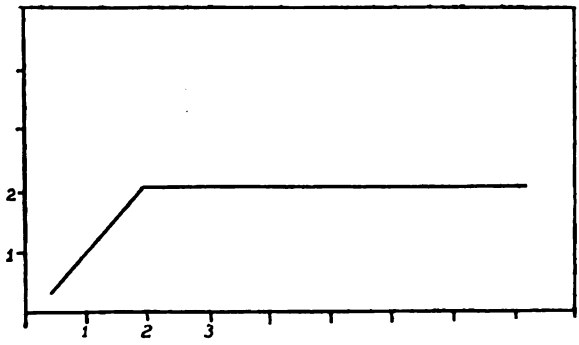
Man kann aus diesen Angaben nur entnehmen, dass der Einfluss der Temperatur und zwar schon einer niedrigen Temperatur von 30° in kurzer Zeit eine Abnahme der Strömungsgeschwindigkeit veranlasst, die bei höherer Temperatur stärker und rascher hervortritt; welcher Art diese Hemmung ist, kann man nicht sagen, insbesondere wissen wir nicht, ob sie der bei Assimilation, Atmung etc. beobachteten verwandt ist.

Wenn wir zum Schluss nochmals auf das Wachstum zurückkommen, mit dessen Abhängigkeit von der Temperatur wir unsere Erörterungen begonnen haben, so begeben wir uns auf ein Gebiet so komplizierten Geschehens, dass es vielleicht nur Zufall ist, wenn da und dort die Gültigkeit der van t'Hoff'schen Regel nachgewiesen werden kann. Die Bildung von Zellulose, die ja für das Wachstum notwendig ist, ist freilich ein Prozess, der sehr wohl nach der van t'Hoff'schen Regel vor sich gehen könnte. Dagegen hängt die Regulierung der Anlagerung der entstandenen Zellulose, ihre Verwendung zu Flächen- oder zu Dickenwachstum, durchaus von unerforschter Protoplasmatätigkeit ab, von der wir nicht sagen können, ob und welchen chemischen Gesetzen sie folgt.

Eine große Anzahl von Beispielen für die Lage der Kardinalpunkte der Temperatur bei dem Wachstum der Pflanzen hat Pfeffer (1904, S. 87) aus der Literatur zusammengestellt. Auffallend ist da die in manchen Fällen niedrige Lage des Optimums. So soll es für *Acer platanoides* bei 24° C., für *Mucor racemosus* bei 20–25°, für *Hydrurus* bei 10° und für *Bacillus cyaneo-fuscus* bei 10° liegen. Sieht man sich die Angaben der betreffenden Autoren näher an, so zeigt sich, dass sie in der Regel als Optimum die Temperatur bezeichnet haben, bei der im Laufe von vielen Tagen und Wochen das beste Gedeihen erfolgte. Wachstumsmessungen in kurzen aufeinanderfolgenden Fristen sind bei höheren Temperaturen anscheinend überhaupt nicht ausgeführt worden. Die Messungen Askenasy's (1890) sind bei höchstens 28—29° C. angestellt; sie

zeigen, dass die Maiswurzel bei dieser Temperatur im Laufe von mehreren Stunden im Wachstum nicht nachlässt. Sie könnte es aber bei längerer Dauer dieser Temperatur tun, und andere Objekte könnten noch empfindlicher sein. Hierüber muss nun aber einstweilen jede Diskussion ruhen, bis die nötigen Untersuchungen vorliegen. Soviel kann man indes schon heute sagen: es wäre ein Irrtum zu glauben, das Wachstumsoptimum sei ein unabänderlicher Fixpunkt. Sehr lehrreich sind z. B. die Versuche Thiele's (1896), der zeigen konnte, dass *Penicillium* bei Kultur auf Glykose und Glyzerin sein Optimum bei 25° C., dagegen auf Ameisensäure bei 27° C. hat. Da dieser Autor nicht etwa die Wachstumsgeschwindigkeit gemessen, sondern die Zeit nach Tagen bestimmt hat, die zur Vollendung eines gewissen Entwickelungszustandes nötig war, so wären für unsere Zwecke präzisere Versuche auf diesem Gebiete durchaus nötig. Es ist kaum daran zu zweifeln, dass Art, Menge und Konzentration der Nährstoffe die Lage der Kardinalpunkte allgemein beeinflussen dürfte.

Fig. 6.



Dass das Maß des Wachstums nicht nur von der Temperatur abhängt, ist ja allgemein bekannt. Auch die anderen, früher betrachteten Prozesse, ja überhaupt alle Vorgänge im Organismus hängen von zahlreichen inneren und äußeren Faktoren ab. Man hat nun, wie Blackman auseinandersetzt, vielfach geglaubt, man könne den Einfluss eines einzelnen Faktors studieren, wenn man diesen allein variieren lässt, alle anderen Faktoren dagegen konstant erhält. So hat Reinke (1883) gezeigt, dass die Assimilation von *Elodea* zunächst mit der Lichtintensität steigt, um dann, nach Erreichung eines bestimmten Wertes, bei fernerer Steigerung der Intensität konstant zu bleiben. Als Kurve dargestellt würde dieses Resultat so aussehen (Fig. 6):

Den unerwarteten Verlauf dieser Kurve hat schon Pfeffer (1897, I, 324) dahin interpretiert, dass möglicherweise „die begrenzte Zufuhr der Kohlensäure den Chloroplasten nicht gestatte, eine höhere Zersetzungstätigkeit zu entfalten", und Pantanelli hat neuerdings die Richtigkeit dieser Vermutung Pfeffer's exakt nachgewiesen. Nach seinen Versuchen liegt das Optimum der Lichtintensität für *Elodea* bei einem CO_2-Gehalt des Wassers von 10%

bei $^1/_4$ des Sonnenlichtes, bei 20% CO_2 ist dagegen eine 16mal so große Lichtintensität optimal (vgl. S. 235). Der eine Faktor, der CO_2-Gehalt, hat also die Wirkung des anderen Faktors Lichtintensität eingeschränkt, und deshalb spricht Blackman von „limiting factors", die meist, ohne dem Experimentator zu Bewusstsein zu kommen seine Resultate in sehr wesentlicher Weise beeinflussen. Als weitere Beispiele für solche „einschränkende Faktoren" seien noch die folgenden Fälle angeführt. Kreusler sah bei seinen Versuchen mit *Rubus* eine Zunahme der Assimilation mit der Temperatur eintreten, bis bei 15° ein Optimum erreicht wurde, das sich dann bis 30° oder darüber annähernd konstant erhielt. Die Kurve hat also in ihrem Verlauf viel mehr Ähnlichkeit mit Fig. 6 als mit der in Fig. 2 reproduzierten Assimilationskurve; der Grund liegt nach Matthaei einzig und allein darin, dass die von Kreusler verwendete Lichtintensität als beschränkender Faktor auftrat und die bei den Temperaturen über 15° mögliche CO_2-Assimilation nicht in ganzer Größe auftreten ließ.

Ein Beispiel aus dem Gebiete des Wachstums liefern Untersuchungen über *Bambusa*, die in Ceylon von Lock (1904) und in Japan von Shibata (1900) ausgeführt worden sind. Lock findet, dass in Ceylon das Wachstum direkt proportional der Luftfeuchtigkeit ist, während Shibata es in Japan der Temperatur proportional setzt. Die Differenz der Resultate erklärt Blackman in sehr einleuchtender Weise dadurch, dass er auf die Verschiedenheiten des Klimas der beiden Länder verweist. In Ceylon war zurzeit der Untersuchung eine dem Wachstum außerordentlich günstige Temperatur gegeben, und wenn dennoch die Zuwachse nicht immer die maximale Höhe erreichten, so lag das an dem beschränkenden Einfluss einer ungenügenden Wasserzufuhr; umgekehrt war in Japan Wasser stets im Überfluss vorhanden und die Temperatur spielte die Rolle des beschränkenden Faktors.

So wie in diesem Falle für jede Temperatur eine ganz bestimmte Menge von Wasser nötig ist, um das bei dieser Temperatur mögliche Wachstumsmaximum zu realisieren, so ist auch bei der Assimilation für jede Lichtintensität eine bestimmte CO_2-Menge notwendig. Will man also von einem Optimum an Wasser oder Kohlensäure überhaupt sprechen, so muss man sagen, dass dieses Optimum mit dem Ausmaß der anderen Faktoren variiert. Genau die gleiche Betrachtung können wir aber bei jedem einzelnen Faktor bei allem physiologischen Geschehen anstellen — ein Optimum für einen bestimmten Faktor kann also überhaupt nur dann konstatiert werden, wenn alle übrigen Faktoren in genügender Intensität wirksam sind und auch dann noch ist die Lage des Optimums keine ein für allemale bestimmte, sondern eine mit der Zeit variierende.

Die Betrachtungen, die in den vorstehenden Zeilen mitgeteilt wurden, suchen zunächst zu zeigen, dass die chemischen Prozesse in der Pflanze in derselben Weise von der Temperatur abhängen wie die Reaktionen, die wir außerhalb des Organismus im Laboratorium studieren. Die Geschwindigkeit nimmt also so zu, dass sie sich bei einem Temperaturintervall von 10° C. verdoppelt bis verdreifacht. Die Temperatur hat aber außerdem noch einen anderen Einfluss auf den Organismus. Sie schädigt oder sie ermüdet ihn, und je höher sie steigt, desto rascher macht sich die Schädigung geltend und desto schneller schreitet sie voran. Die Wirkung dieser beiden Erfolge der Temperatur findet dann ihren Ausdruck in einer Optimumkurve, die also durchaus nicht die primäre Abhängigkeit des Prozesses von der Temperatur ausdrückt und die ihre Gestalt auch mit der Zeit ändert, ihren Gipfel nach niederen Temperaturen zu verschiebt. Da wir nachweisen können, dass auch bei der Lichtwirkung ganz die gleichen Erscheinungen auftreten, so werden wir vermuten dürfen, dass alle Optimumkurven in derselben Weise zu erklären sein dürften. Diese Vermutung aber hat zum mindesten dadurch Wert, dass sie eine Fülle von Untersuchungen anregen kann.

Unter diesen Umständen empfiehlt es sich vielleicht für die Physiologie — von der Ökologie sehen wir hier ganz ab —, den Begriff des Optimums überhaupt aufzugeben und dem Vorschlage Pantanelli's entsprechend diejenige Intensität des äußeren Faktors, bei der dauernd die größten Werte des physiologischen Prozesses erzielt werden, als „Maximum", das jetzige Maximum als Ultramaximum zu bezeichnen. Vielleicht werden aber auch noch andere, bessere Vorschläge gemacht. Gut wäre es jedenfalls, mit definitiven Reformvorschlägen zu warten, bis auch am unteren Ende der physiologischen Kurve die Abweichungen von der chemischen Kurve ursächlich ergründet sind. Vor allem wird erst festzustellen sein, ob auch hier der primäre Wert der Assimilation im Laufe der Zeit deprimiert wird und ob es vielleicht etwas oberhalb von 0° einen Punkt gibt, bei dem der theoretische Wert dauernd realisiert ist.

Literatur.

Abegg (1905). Zeitschrift für Elektrochemie. Nr. 33.
Askenasy (1890). Berichte d. botan. Gesellsch. 8, 61.
Blackman (1905). Annals of Botany 19, 281.
Buchner, E. und H. und M. Hahn (1903). Die Zymasegärung. München.
De Candolle, A. P. (1832). Physiologie végétale. Paris. 2, 634.
Chudiakow (1894). Landw. Jahrb. 23, 391.
Clausen, H. (1890). Ibid. 19, 893.
Duclaux (1899). Traité de microbiologie. Paris. 2.
Eidam (1875). Cohn's Beitr. z. Biologie I, 3, 208.

Errera (1878). Bull. Soc. bot. Belg. **17**, 246.
— (1896). L'optimum (Extr. d. l. Revue de l'université de Bruxelles 1).
Ewart (1903). On the physics and physiology of protoplasmic streaming in plants. Oxford.
Höber (1902). Physikalische Chemie der Zelle. Leipzig.
van t'Hoff (1901). Vorlesungen über theoretische und physikalische Chemie. 2. Aufl. Braunschweig 1.
Jost (1895). Jahrb. f. wiss. Botanik **27**, 403.
Kanitz, A. (1905). Zeitschr. f. Elektrochemie Nr. 42.
Kreusler, U. (1885—1890). Landw. Jahrb. **14—19**.
Lock (1904). Zitiert nach Blackman (1905).
Matthaei (1904). Phil. Transactions of the Royal Society of London. B, **197**, 47.
Pantanelli (1904). Jahrb. wiss. Botanik **39**, 167.
Pfeffer (1897—1904). Pflanzenphysiologie. Leipzig.
Reinke (1883). Botan. Zeitung **41**, 697.
Sachs (1860). Jahrb. wiss. Bot. **2** (Ges. Abh. **1**, 49).
— (1863). Flora (Ges. Abh. **1**, 85).
— (1865). Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. Leipzig.
— (1874). Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. Leipzig.
— (1882). Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig.
Schäfer (1898). Flora **85**, 135.
Shibata (1900). Zitiert nach Blackman (1905).
Thiele (1896). Die Temperaturgrenzen der Schimmelpilze. Dissert. Leipzig.
Voechting (1891). Botan. Zeitung **49**, 113.
Ziegenbein (1893). Jahrb. wiss. Bot. **25**, 563.

Die Erhaltung und die Kontinuität günstiger Varianten.

Eine Replik auf die Entgegnung von R. Kossmann.

Von Hermann Kranichfeld.

In meinem Aufsatz in Nr. 28 des Jahrgangs 1905 hatte ich nachgewiesen, dass auch ein Organisationsvorteil von der Größe, wie ihn komplizierte adaptive Einrichtungen bieten, einer einzeln auftretenden Variante die durchschnittliche Erhaltung gegenüber den Nichtvarianten nicht sichern kann, da er die Variante immer nur in bestimmten Gefahren schützt, die Nichtvarianten aber in den anderen Gefahrenkomplexen durch ihre Überzahl den Varianten überlegen sind.

R. Kossmann scheint in seiner Entgegnung in Nr. 1 d. Blattes anzunehmen, dass in der Auffassung Darwin's, nach welcher die Erhaltung komplizierter Mutationen schon deswegen nicht wahrscheinlich ist, weil sie in der Regel den Charakter von Monstrositäten zeigen und erhebliche Mängel in der Harmonie der Organisation besitzen, zugleich eine Widerlegung meiner Schlussfolgerung liege. Das ist natürlich nicht der Fall. Kossmann übersieht,

dass der Austrag der Frage, ob wirklich komplizierte Mutationen vorkommen oder nicht vorkommen, ob sie in ersterem Falle erhaltungsmäßig sind oder schon an ihrer Organisation zugrunde gehen müssen, in keinem Falle gegen meine Argumentation geltend gemacht werden kann. Könnten so große Organisationsvorteile, wie sie die komplizierten adaptiven Einrichtungen gewähren, bei Varianten nicht angenommen werden, so würde die Wahrscheinlichkeit der Erhaltung der einzelnen Variante gegenüber den an Zahl überlegenen Nichtvarianten nur noch kleiner werden.

Noch ein zweiter Einwand Kossmann's bezieht sich auf das von mir gewählte Beispiel. Wenn von 2000000 Eiern eines Störsatzes 5% einer Gefahr erliegen, während die eine Mutante infolge ihres Organisationsvorteils in ihr erhalten bleibt, „dann sind doch wohl" — meint Kossmann — „höchstwahrscheinlich die übrigen 95% des Satzes ebenfalls gegen diese Gefahr geschützt gewesen". Höchstwahrscheinlich ist diese Annahme jedenfalls nicht, denn es wird mit ihr ein vollständiges Nonsens konstruiert. Die betreffenden 95% der Nachkommen sind nach meiner — wie mir scheint — selbstverständlichen Voraussetzung nicht gegen die Gefahr geschützt, sondern ihr nicht preisgegeben gewesen.

Mit diesen beiden Bemerkungen ist, soweit ich sehen kann, die Einzelkritik Kossmann's erschöpft. Sie beruhen auf leicht erkennbaren Missverständnissen. Was bei ihm nun folgt, ist eine eingehendere Darstellung des Selektionsprozesses, wie er sich nach Wallace und Weismann vollzieht. Diese Darstellung selbst, die in korrekter Weise bekannte Vorstellungen wiederholt, kann kaum zu einer Gegenkritik Veranlassung geben — höchstens könnte man finden, dass sie trotz der Anmerkung das Quetelet'sche Variationsgesetz zu wenig berücksichtigt. Doch täuscht sich Kossmann, wenn er meint, dass mit ihr allein schon die von mir gegen die Selektionstheorie geltend gemachten Bedenken niedergeschlagen werden. Der Gedankengang Kossmann's ist offenbar folgender: Die einzig berechtigte Selektionstheorie ist die Weismann's. Meine Bedenken können sich daher nach ihm vernünftigerweise auch nur gegen diese Theorie richten und müssen in sich zusammenfallen, wenn sie ihren Voraussetzungen nicht Rechnung tragen. Die Schlussfolgerung hat zwei Fehler. Sie beruht erstens auf einer logisch unzulässigen Quaternio terminorum. Ich habe tatsächlich, wie ohne weiteres ersichtlich ist, zunächst nicht die Selektionstheorie Weismann's im Auge gehabt. Zweitens bleiben meine Bedenken — allerdings in einer etwas anderen Formulierung — auch für die Weismann'sche Selektion bestehen.

Die Unwahrscheinlichkeit der Erhaltung und der Kontinuität von Abänderungen springt am meisten bei Mutanten in die Augen,

jenen „zufälligen, nur von Zeit zu Zeit auftretenden, sprungweise sich ändernden Formen", in welchen die Vertreter der Mutationslehre das Material für die Selektion erblicken. Darum richteten sich meine Ausführungen in erster Linie gegen diese, und nicht gegen Weismann. Wenn Kossmann, wie aus seinen Worten hervorgeht, glaubt, eine solche Stellungnahme bei mir nicht voraussetzen zu konnen, da es sich bei jenen Forschern doch nur um eine zu vernachlässigende „kleine Gruppe von Pseudodarwinisten" handele, die zu widerlegen kaum der Mühe wert sei, so hat er sich dabei wohl nicht nur über meine Absicht getäuscht. Die betreffende Richtung des Darwinismus, die übrigens den Anspruch erhebt, echte Darwin'sche Gedanken zu verfolgen (Hugo de Vries, Mutationslehre I, S. 27ff.), tritt, wie mir scheint, gerade in letzter Zeit stark in den Vordergrund. Als ihr Hauptrepräsentant kann H. de Vries bezeichnet werden. Es gehört zu ihr aber noch eine große Anzahl gleich hervorragender und von de Vries unabhängiger Forscher, wie Cope, Dollo, Bateson, Scott, Koken, Korschinsky — um nur einige Namen zu nennen.

Etwas anders sind die Voraussetzungen für die Erhaltung in der kritischen Periode, wenn wir mit Weismann die individuellen Variationen für die Artbildung in Betracht ziehen. Es lässt sich aber zeigen, dass die Hauptthese, dass die Varianten wegen ihrer Minderzahl den Nichtvarianten in der einzelnen Generation durchschnittlich unterliegen müssen, auch für sie in Geltung bleibt. In dem Kossmann'schen Beispiel gehen von einem Satz von 2000000 Eiern infolge Austrocknens 400000 zugrunde, und zwar sollen es, seiner Voraussetzung entsprechend, die gegen diese Gefahr am wenigsten geschützten Eier sein. Es müssen dann wegen des symmetrischen Baues, welchen die Kurven für die individuellen Variationen zu haben pflegen, von den erhalten gebliebenen 1600000 Eiern 600000 ebensoweit unter dem Mittelwert der betreffenden Eigenschaft, wie andere 600000 über diesem Mittelwert liegen. Diese 1200000 Eier entsprechen daher in ihrem Durchschnitt genau dem Mittelwert selbst. Wir können sie als die „Nichtvarianten" ansehen. Die noch übrig bleibende Gruppe von 400000 Eiern, für welche nach Vernichtung der 400000 ungünstigsten Varianten die korrespondierenden Minusvarianten fehlen, vermag allein den Mittelwert zu verschieben. Sie umfasst daher die eigentlichen „Varianten". Es verhält sich demnach die Anzahl dieser „Varianten" zu der der „Nichtvarianten" auch in dem Kossmann'schen Beispiel, bei dem die Vernichtung in dem einen Gefahrenkomplex enorm hoch angenommen ist, wie 1 : 3. D. h.: Wenn in einer Generation zufällig zwei günstige „Varianten" zur Fortpflanzung gekommen sind, so müssen sich durchschnittlich in den drei folgenden Generationen

„Nichtvarianten" behaupten. Die Galton'sche Regression wird so bei der Weismann'schen Selektion immer Gelegenheit haben, einzugreifen und den etwa erreichten Fortschritt auf ein Minimum zu reduzieren. Dass unter besonderen Verhältnissen, wie Kossmann noch hervorhebt, in einem Gefahrenkomplex einmal die große Mehrzahl der Nachkommen vernichtet werden kann, ändert an dieser Erwägung nichts. Es blieben dann allerdings „sicher nur Individuen von überdurchschnittlicher Widerstandsfähigkeit erhalten", aber ebenso sicher wird keins von ihnen zur Fortpflanzung kommen. Denn wir müssen annehmen, dass die durchschnittliche Zahl der Nachkommen einer Spezies eben gerade genügt, um ihr trotz der ihr drohenden Gefahren den Bestand zu sichern. Wird ein Satz in einem Gefahrenkomplex stärker als gewöhnlich reduziert, so sinkt die Wahrscheinlichkeit, dass ein Individuum von ihm geschlechtsreif wird, unter 1.

So gering nun auch auf diese Weise bei der Weismann'schen Selektion im einzelnen Falle der Zuwachs wird, so wäre doch, wenn man nur die Erhaltung der Variationen in Betracht zieht, bei ihr immerhin eine Artbildung möglich. Die individuellen Variationen unterscheiden sich ja von den Mutationen dadurch, dass sie Jahrtausende und Jahrmillionen hindurch in jeder Generation in derselben Weise auftreten. Es könnten sich daher da, wo sie im Spiel sind, die minimalsten Variationsinkremente doch allmählich zu einem merklichen Betrag summieren; es fragt sich nur auch bei ihnen, ob eine Akkumulierung der betreffenden Variationsinkremente möglich ist. Kossmann ist auf diese Frage nicht eingegangen. Sie muss aber, wenn die Weismann'sche Selektion einmal in die Diskussion gezogen wird, wenigstens in Kürze besprochen werden. Der von mir geführte Nachweis, dass man bei den Variationen bezw. Mutationen eine Akkumulierung nicht annehmen könne, ging von der Voraussetzung aus, dass dieselben rein zufällige Erscheinungen sind. Man kann gegen ihn einwenden, dass bei den individuellen Variationen, soweit sie von dem Quetelet'schen Variationsgesetz beherrscht werden, diese Voraussetzung nicht zutrifft. Ihr Auftreten ist kein rein zufälliges. Wenn im einzelnen Falle für eine Eigenschaft durch Versuch der Mittelwert und die Amplitude der Variation bestimmt ist, lässt sich die Größe und Anzahl der weiteren Variationen nach dem binomischen Lehrsatz berechnen. Diese Gesetzmäßigkeit steht unzweifelhaft fest; sie konnte jedoch bei meinen Schlüssen unberücksichtigt bleiben, da die individuellen Variationen, soweit sie dem Quetelet'schen Variationsgesetz folgen, für eine Akkumulierung überhaupt nicht in Betracht kommen. Sie beruhen nicht auf einer Veränderung der inneren Struktur des Keimplasmas und bilden darum gar nicht Variationsinkremente im Sinne Weismann's. Nach den

experimentellen Untersuchungen von H. de Vries sind sie in der Hauptsache nichts als Ernährungsmodifikationen, wenn man Ernährung im weitesten Sinne fasst und darunter alle äußeren Einflüsse, wie Belichtung, Wärme, Feuchtigkeit, Nahrungszufuhr u. s. w. versteht, die auf die Entwickelung der Keimpflänzchen wie die der Mutterpflanzen, auf welchen der Keim entsteht, einwirken. Dabei sind die verschiedenen Entwickelungsmöglichkeiten im Keimplasma schon gegeben. Es wird nur je nach den äußeren Umständen, unter denen sich die Entwickelung vollzieht, die eine oder die andere von ihnen ausgelöst. Die individuellen Variationen gleichen so als einfache Reaktionen der Keimplasmastruktur auf die äußeren Einwirkungen den Klängen eines Klaviers, dessen Tasten angeschlagen werden. Sie sind Äußerungen schon vorhandener Eigenschaften der Spezies und können darum ebensowenig zu Eigenschaften werden, wie aus den Klängen eines Instrumentes ein Instrument entsteht. Mit dieser Auffassung stimmt die Erfahrung überein, welche die mathematische Variationsstatistik bei ihren exakt ausgeführten Versuchen einer künstlichen Zuchtwahl gemacht hat. Es ist das vor allem von de Vries hervorgehoben worden. Doch müssen wir bei alledem, besonders wenn wir nicht nur die Entwickelung der Pflanzen, sondern auch die der Tiere ins Auge fassen, annehmen, dass die bei jedem Satz von Jungen oder Sämlingen auftretenden Verschiedenheiten in der äußeren Form nicht nur in Ernährungsmodifikationen bestehen, sondern wenigstens zum Teil auch auf kleine Verschiedenheiten der inneren Keimstruktur beruhen. In letzteren haben wir dann die Weismann'schen Variationsinkremente, welche an sich eine neue Art bilden könnten. Indem diese uns aber als etwas ganz Akzidentielles erscheinen, d. h. als etwas, das zufällig bald an dem einen, bald an dem anderen Individuum auftreten kann, erhebt sich gegen ihre Akkumulierung derselbe Widerspruch, welchen wir bei den zufälligen Mutationen aus der Forderung der Kontinuität derselben abgeleitet hatten. Auch für die Akkumulierung einer größeren Anzahl solcher Variationen wird der Wahrscheinlichkeitsgrad annähernd gleich Null.

Aus diesen Schwierigkeiten könnte man vielleicht durch eine Hypothese herauskommen, welche den auf einer Veränderung der inneren Struktur beruhenden Variationen den Charakter des Akzidentiellen nimmt. Das ist für die Mutationen durch die Prämutationslehre von de Vries geschehen. Bei ihr ist aber die Selektion Darwin's etwas ganz anderes geworden. Sie trägt nicht mehr die Bausteine zur neuen Art zusammen, sondern greift erst ein, wenn die Elementarart bereits fertig ist. Eine Erklärung der adaptiven Bildungen kann sie jedenfalls — darin hat Weismann sicher Recht — nicht leisten. Auf die Frage, ob sich für die Selektion

im Sinne Darwin's noch ein Ausweg in der Germinalselektion von Weismann eröffnet, kann hier nicht eingegangen werden[1]).

R. Heinz. Handbuch der experimentellen Pathologie und Pharmakologie.

I. Bd., 2. Hälfte, S. 481—1102. Gustav Fischer. Jena 1905.

Die vorliegende zweite Hälfte vom ersten Band des Heinz'schen Handbuches, über deren erste Abteilung im vergangenen Jahr referiert wurde, enthält die Kapitel „Muskelsystem" und „Herz"; die Darstellung der experimentellen Studien am Herzen umfasst allein über 400 Seiten. Damit ist schon gesagt, von welcher Reichhaltigkeit das dargebotene Werk ist. In der Tat ist hier in bewundernswerter Weise ein gewaltiger und anerkannt spröder Stoff zu einem handlichen und sicherlich unentbehrlichen Instrument biologischer Forschung verarbeitet worden. Die schon im ersten Teil verwendete Gliederung je in einen allgemeinen Teil, in dem die normale und pathologische Anatomie und Physiologie des betreffenden Organsystems abgehandelt wird, in einen methodologischen Teil, der durch reichliche und klare Abbildungen illustriert wird, und in einen speziellen Teil, welcher die Einflüsse der einzelnen Droguen schildert, macht, soweit der Ref. bis jetzt urteilen kann, das Zurechtfinden in dem ungeheuren Gebiet recht bequem. Auf Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden; man kann das Werk nur aufs Wärmste empfehlen und wünschen, dass dem Autor die Bewältigung seiner großen Aufgabe weiter so gelingt.

R. Höber (Zürich).

O. Zacharias. Das Plankton als Gegenstand eines zeitgemäfsen biologischen Schulunterrichts.

So lautet der Titel eines größeren Aufsatzes, mit dem der unermüdliche Kämpe für die Süßwasserbiologie das dritte Heft des von ihm herausgegebenen „Archivs für Hydrobiologie und Planktonkunde" (Stuttgart, Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung 1906) eröffnet. Das Thema erscheint heute, da die Biologie aufs neue und hoffentlich erfolgreich Anstrengungen macht, sich im Lehrplan

---

1) Als Ergänzung zu Bd. XXV, S. 664 Anmerkung möchte ich noch hinzufügen, dass die dort gegebene Formel vollständig

$$z = \frac{2}{c\left[m - \left(\frac{m-2}{n}\right)\right] - (c-1)\frac{2}{n} + 1}$$

lautet. Wenn n jedoch, wie gewöhnlich, ein vielfaches von c ist, wird der Ausdruck $1 - (c-1)\frac{2}{n}$ positiv u. < 1 u. kann darum vernachlässigt werden.

unserer Gymnasien und Realschulen die ihr gebührende Stellung zu erkämpfen, wichtig genug, dass dem Aufsatz an dieser Stelle eine etwas einlässlichere Besprechung gewidmet werde.

Zacharias geht aus von den Erfahrungen, die er selbst mit den Primanern in Plön gemacht hat, denen er eine Reihe von Vorträgen mit Demonstrationen über Plankton halten konnte, welche bei den angehenden Studenten großes Interesse fanden. Und er versucht nun, weitere Kreise für die Einführung des Planktons als Lehrgegenstand zu interessieren. Dazu wendet er sich an sämtliche Lehrer der Naturgeschichte auf den verschiedenen Schulstufen und zeigt, wie vielseitige Anregung den Schülern dadurch geboten werden kann. Er denkt sich den Lehrer hinausziehend mit seiner Schülerschar zum nahen See oder Teich; dort werden mit dem Planktonnetz einige Züge gemacht, und dann womöglich schon an Ort und Stelle gezeigt, welches mannigfaltige Leben in dem scheinbar toten Wasser herrscht.

Unter dem Mikroskop werden später die Fänge etwas näher untersucht; da lernen die Schüler dies bunte Getriebe der kleinen Tier- und Pflanzenwelt kennen, im engen Raum beisammen, in intimster Abhängigkeit voneinander: Da sehen sie kleine, blaugelbliche oder bei auffallendem Lichte ganz weiß aussehende Wesen, die mittelst beweglicher Cilien umherrudern. Das sind die Infusorien im engeren Sinne. Zwischen ihnen bewegen sich die „Geiseltierchen". Manche von diesen besitzen rote Augenpunkte und eine hellgrüne Färbung; noch andere sind von einer Panzerhülle umgeben und von gelblich-brauner Färbung. Es sind die Vertreter der artenreichen Gattungen *Peridinium* und *Ceratium*. Oft ist aber das ganze Plankton eines Gewässers von zahllosen grünen Flocken (Clathrocystis) oder winzigen Fadenknäueln (Anabaena) durchsetzt u. s. w." Wer Plankton aus eigener Anschauung kennt, kann sich leicht die Schilderung selbst erweitern; und wer nicht in dem Falle ist, mag sich ein Planktonnetz anschaffen und nach Zacharias' Anleitung selbst auf den Fang gehen.

Der Referent weiß aus eigener Erfahrung, welchen Eindruck dieses bunte Gewimmel von Leben auf die Schüler macht, wenn es ihnen zum ersten Male vorgeführt wird; und er sieht mit Zacharias gerade in diesem ein wichtiges Moment dafür, die Schüler für den Stoff zu interessieren. Mit Recht betont aber der Verfasser unseres Aufsatzes, dass es sich nie darum handeln kann, vom Schüler die bleibende Kenntnis aller Einzelformen zu verlangen; ein paar besonders hervortretende Typen wird er sich ja so wie so einprägen. Dagegen gibt das Plankton wie kaum ein anderer Stoff Gelegenheit, die Abhängigkeit der Lebewesen voneinander zu zeigen: die mikroskopisch kleinen Algen liefern die Urnahrung; auf ihnen fußt das Leben der chlorophyllfreien Pflänzchen und Tiere, vom Infusor bis zur Daphnia; von diesen leben wieder die kleineren Fische u. s. w. Da sehen wir im kleinsten Teich, gleichsam mit Händen zu greifen, den ewigen Kreislauf des Stoffes; wie nichts eigentlich untergeht, alles nur die Form wechselt.

Ganz besonderen Wert legt Zacharias auf „die mikroskopischen Naturobjekte als Ausgangspunkt für ästhetische Betrachtungen". Um die Bedeutung des Planktons in dieser Beziehung recht anschaulich zu machen, bildet er eine Reihe der schönsten Formen ab, aber freilich, wie der Kenner gestehen muss, nur eine kleine Auswahl; aber auch diese ist beweisend genug. Dass durch das Plankton die Freude am Schönen mächtig gefördert werden kann, liegt auf der Hand; und das ist in unserer Zeit, wo so oft das Nützlichkeitsprinzip im Leben herrscht, ein nicht zu unterschätzender Faktor im Schulbetrieb.

Das sind so einige Hauptmomente, die Zacharias für die Einführung des Planktons als Lehrgegenstand aufführt. Sie sprechen gewiss sehr eindringlich dafür, dass man zum mindesten den Versuch machen sollte, überall, wo es irgend angeht. Es gibt ja da allerdings einige „schultechnische" Schwierigkeiten, wie die mikroskopischen Demonstrationen im Klassenunterricht, die dem Unterricht überhaupt zur Verfügung stehende beschränkte Zeit, die Veranstaltung von Exkursionen. Aber diese Schwierigkeiten werden sich an den meisten Orten überwinden lassen, wenn nur einmal der biologische Unterricht Eingang gefunden hat in die oberen Klassen. Der Haupteinwand wird wohl der sein: woher der Lehrer die Zeit nehmen soll für diese Erweiterung des Lehrstoffes? Darauf antworten wir ihm, dass es sich im Grunde gar nicht um eine „Erweiterung", sondern nur um eine andere Gruppierung des Stoffes handelt. Von Infusorien, Diatomaceen, mikroskopischen Krebsen u. s. w. sprechen wir ja so wie so im Unterricht; und da gibt uns dann eine „Planktonexkursion" mit nachfolgender Besprechung eine günstige Gelegenheit, diese ganze buntgemischte Gesellschaft dem Schüler vorzuführen. Und er wird sie weniger vergessen, als wenn wir ihm stundenlang darüber vordozieren.

Dass die Sache möglich ist, zeigen übrigens auch die Briefe, die Zacharias als Anhang zu seinem Aufsatz abdruckt.

Soviel zum sachlichen Inhalt des Aufsatzes. Wir sehen uns darin — von einzelnen Kleinigkeiten natürlich abgesehen — mit Zacharias vollständig einig; aber wir haben noch eine andere Bemerkung zu machen, die wir nicht unterdrücken können, eine mehr formelle. Der Aufsatz ist für ein weiteres Publikum, nicht nur für spezielle Fachmänner, geschrieben; darum enthält er natürlich vieles, was dem Planktontologen längs geläufig ist. Das ist selbstverständlich und zu rühmen, da nur so das Interesse geweckt wird. Unter der Hand des Autors ist aber der Aufsatz ausgewachsen zu einer Streitschrift über moderne Gymnasien überhaupt, und das gefällt uns nicht. Wozu auch in einer so speziellen Frage diese alte Polemik aufnehmen? Es genügt doch zu konstatieren, dass die Biologie mehr Berücksichtigung zu fordern hat im Lehrplan; und dann bei der Sache bleiben, die im Titel versprochen ist, beim Plankton als Unterrichtsmittel.

Wir führen dies hauptsächlich deswegen an, weil wir fürchten, der eine oder andere Kollege möchte sich durch die gelegentlich

etwas bitteren — oder sollen wir, nach dem, was wir sonst von Zacharias gelesen haben, sagen: „verbitterten"? — Bemerkungen abstoßen und gegen die Sache einnehmen lassen. Er sei gebeten, solche Stellen einfach zu überschlagen. Im übrigen empfehlen wir nochmals das Büchlein, das auch separat zu haben ist, allen Lehrern der Naturgeschichte und Verwandten.

St. Gallen, Februar 1906. **Prof. Dr. P. Vogler.**

Karl Snyder. Das Weltbild der modernen Naturwissenschaft nach den Ergebnissen der neuesten Forschungen.

Autorisierte deutsche Übersetzung von Hans Kleinpeter. Kl. 8. VII u. 306 S. Mit 16 Bildnissen. Leipzig 1905. Joh. Ambr. Barth.

Das Buch bezweckt, die großen naturwissenschaftlichen Errungenschaften der letzten Jahre einem größeren Leserkreise zugänglich zu machen. Wenn es nun, wie der Übersetzer ganz richtig bemerkt, selbst dem mit der Entwickelung auf einem Spezialgebiet Vertrauten, schwer wird, dem Fortschritt auf der ganzen Linie zu folgen, so wird es einem einzelnen noch schwerer sein, Lesern ohne besondere Vorkenntnisse von dieser großartigen Entwickelung auf allen Gebieten sichere Kenntnis zu übermitteln. Dass Herr S. der Mann sei, dem diese große Aufgabe gelungen wäre, davon hat mich das Buch nicht ganz überzeugt. Er weiß freilich viel und versteht auch, es in entsprechender Form vorzutragen. Aber da, wo ich ihn kontrollieren kann, bleibt er doch meistens auf der Oberfläche oder trägt geradezu Irriges vor. Um ein Buch zu schreiben, wie es dem Verfasser vorschwebte, dazu hätte es wohl des Zusammenwirkens vieler und zwar hervorragender Männer der Wissenschaft bedurft. Trotzdem enthält das Buch doch viel Gutes und kann selbst solchen, die sich berufsmäßig mit einer Naturwissenschaft befassen, nützlich sein, indem es auf Dinge aufmerksam macht, welche näher kennen zu lernen sonst nicht möglich war. Den Laien aber macht es wenigstens etwas mit den großartigen Errungenschaften der neuesten Forschungen bekannt, gibt ihm auch einen ungefähren Begriff von den Methoden der Forschung, welche diese Errungenschaften ermöglicht haben. **J. R.**

Oskar Hertwig. Allgemeine Biologie.

Zweite Auflage des Lehrbuchs „Die Zelle und die Gewebe". Gr. 8. XVI und 649 Seiten. 371 Abbildungen. Jena. Gustav Fischer. 1906.

Herr O. Hertwig, der bekannte Anatom in Berlin, hat sein Lehrbuch „die Zelle und die Gewebe" in vollkommen umgearbeiteter Form unter dem Titel „allgemeine Biologie" neu herausgegeben. Wie zu erwarten war, bildet die morphologische Seite, d. h. alles,

was wir von den Formgestaltungen, der Entwickelung und Vermehrung der Zellen und der aus ihnen hervorgehenden Gewebe wissen, den Schwerpunkt des Werks. Daran knüpfen sich Betrachtungen über das Wesen dieser Vorgänge und Versuche zu ihrer „Eklärung". Dagegen tritt das eigentliche Physiologische im engeren Sinne verhältnismäßig zurück. Wenn auch ganze Kapitel den „Lebenseigenschaften der Zelle" gewidmet sind, so liegt es doch in der Natur des Objekts, dass hierbei fast ausschließlich von Erscheinungen die Rede ist, welche zum kleinen Teil mit bloßem Auge, hauptsächlich aber mit dem Mikroskop beobachtet werden. Was über die chemischen Vorgänge gesagt wird, ist dagegen mehr aus der Analogie mit den entsprechenden Vorgängen an den zu höheren Lebewesen vereinigten Zellgemeinschaften und Zellderivaten erschlossen, als direkt an den Zellen selbst beobachtet worden. Auch sind diese Abschnitte verhältnismäßig kurz behandelt und beschränken sich auf das Allgemeine, ohne auf Einzelfragen einzugehen. Noch kürzer sind die physikalischen Vorgänge behandelt.

Dass der Hnuptteil des Werkes, also der morphologische, eine Fülle wertvoller Beobachtungen und damit jedem Interessenten reiche Belehrungen bringt, ist bei der bekannten Sachkenntnis des Herrn Verfassers selbstverständlich. In der Tat ist wohl alles nach dieser Richtung bisher Erforschte mit musterhafter Klarheit dargestellt, das noch Zweifelhafte mit scharfsinniger Kritik beleuchtet, die noch zu lösenden Aufgaben hervorgehoben.

In den theoretischen Teilen seines Buches setzt sich der Herr Verfasser mit den bedeutendsten Autoren auf diesem Gebiet, Nägeli, Spencer, Weismann u. A. auseinander und entwickelt ausführlich seine Biogenesistheorie, welche mit den Anschauungen der beiden zuerst genannten Forscher in vielen Stücken übereinstimmt. Er übernimmt u. a. von Nägeli die Vorstellung, dass die lebende Substanz aus „Micellen", d. h. besonderen, durch Zusammentritt von Proteinsubstanzen mit Imbibitionswasser aufgebauten, kristallähnlichen Molekulargruppen aufgebaut sei, welche die lebende Substanz ähnlich zusammensetzen, wie es bei der unbelebten die Molekeln tun. Die so zusammengesetzten Zellen, deren wesentliche morphologische Bestandteile Protoplasma und Kern sind, besitzen aber nach ihm einen von ihrer Abstammung bedingten Artcharakter, so dass schon dadurch der Weg, den sie bei der Entwickelung zurücklegen können, im voraus bestimmt wird. Ihre weiteren Schicksale im einzelnen werden dann durch das umgebende Medium sowohl wie durch gegenseitige Beeinflussung der aus der Eizelle hervorgegangenen Einzelzelle bestimmt. Worin jener „Artcharakter" begründet ist, kann freilich nicht gesagt werden. Denn dass er ererbt, d. h. durch die Entwickelung der Vorfahren bedingt sei, kann kaum als eine „Erklärung" bezeichnet werden.

Ich stehe nicht an, die Formulierung des Verfassers als eine glückliche zu bezeichnen, da sie die wichtigsten der bekannten Tatsachen kurz zusammenfassend in anschaulicher Weise darstellt. Dass in dieser Zusammenfassung gewisse Seiten des empirisch Gefundenen eben nur rekapituliert und mit etwas anderen Worten nochmals behauptet werden, teilt diese Theorie mit allen anderen „Lebenstheorien". Es ist bei dem heutigen Stande unserer Erkenntnis nicht möglich, in der Vereinfachung unserer Vorstellungen, in der Subsumierung des ganzen Inhalts unserer Kenntnis unter eine einzige Grundannahme weiter zu gehen.

Auf Einzelnheiten einzugehen ist bei der Anzeige eines Werks, das eine solche Fülle von tatsächlichem Material bringt, kaum möglich. Auch da, wo der Berichterstatter vielleicht über den einen oder den anderen Punkt eine abweichende Ansicht haben sollte, wird er doch immer den Eindruck erhalten, dass der Verfasser nach reiflicher Erwägung aller Umstände zu seiner Ansicht gelangt ist und sie auf Grund sehr genauer Detailkenntnis mit Geschick vertritt. Wollte er seine abweichende Ansicht begründen, so müsste er eine Abhandlung, wenn nicht gar ein neues Buch schreiben. Der Referent beschränkt sich deshalb auf die kurze Bemerkung, dass nach seiner Ansicht in den im engeren Sinne physiologischen Betrachtungen manche Punkte nicht scharf genug formuliert und nicht ganz genügend behandelt sind. Darin liegt aber kein Vorwurf für den verdienten Verfasser; denn welcher einzelne könnte heutzutage diese beiden großen Gebiete, Morphologie und Physiologie, wirklich vollkommen beherrschen? Nur den Wunsch möchte der Referent zum Ausdruck bringen, dass bei einer Neubearbeitung des Buches die Grundbegriffe Ursache, Kraft, Leistung, Arbeit, Auslösung schärfer gefasst und in besserer Übereinstimmung mit den jetzt feststehenden Bedeutungen dieser Ausdrücke verwendet werden möchten. Aber auch, wer an diesen Mängeln Anstand nimmt, wird gern bedenken, dass der eigentliche Wert des Buches auf einem anderen Gebiet liegt und wird dankbar die reiche Belehrung anerkennen, welche er aus ihm zu schöpfen vermag.

J. Rosenthal.

International Catalogue of scientific Literature.

Third annual issue. Q. Physiology including experimental Psychology, Pharmacology and experimental Pathology.

Von dem internationalen Katalog der wissenschaftlichen Literatur liegt die Abteilung Q vor, welche die Physiologie mit Einschluss der experimentellen Psychologie, Pharmakologie und experimentellen Pathologie umfasst und die Literatur der Jahrgänge 1901—1903 umfasst. Das umfangreiche Buch enthält zuerst eine

in vier Sprachen (englisch, französisch, deutsch, italienisch) abgefasste Gesammtübersicht der Hauptabteilungen, sowie der einzelnen Unterabteilungen, welche mit den nach dem Dezimalsystem geordneten Nummerschlüsseln versehen sind, woran sich ein alphabetisches Sachregister anschließt. Die zweite Abteilung umfasst den alphabetisch geordneten Autorenkatalog mit Aufzählung der Titel, Erscheinungsorte und Hinweis auf die verwandten Fächer, während die dritte Abteilung einen nach Materien geordneten Katalog der Literatur enthält. Den Schluss des Bandes macht ein Zeitschriftenverzeichnis, das neben den im Texte für die betreffenden Zeitschriften gebrauchten Abkürzungen auch die Abonnementspreise der Journale enthält. Die ganze Anordnung ermöglicht ein leichtes Auffinden der betreffenden Spezialliteratur, die nach vorgenommenen Stichproben keine wesentlichen Lücken enthält, so dass das Werk sicher die Literaturarbeiten wesentlich erleichtert.

R. F. Fuchs (Erlangen).

F. Hayduck. Über die Bedeutung des Eiweifs im Hefenleben.

Berlin 1906. Verlag von Paul Parey.

Der Verfasser gibt die Arbeiten, die in den Jahren 1878 bis 1903 aus dem Institut für Gärungsgewerbe hervorgegangen und in den von jenem Institut herausgegebenen Zeitschriften veröffentlicht wurden, in chronologisch geordneten, kurzen Referaten wieder und gestaltet sie dadurch, dass er durch verbindenden Text die Entwickelung einer Arbeit und der anderen ins rechte Licht rückt, zu einem einheitlichen Ganzen. Der Bericht zerfällt in zwei Teile. Der erste beschäftigt sich mit den Arbeiten über die Stickstoffernährung der Hefe und die davon abhängigen quantitativen Veränderungen im Hefeneiweiß. Der zweite Teil knüpft an die Entdeckung des Gärungsenzyms der Hefe, der Zymase, durch Eduard Buchner an und führt uns in die Lebensabwandlung der Hefezelle ein, wie sie durch das Mit- und Gegeneinanderwirken der Enzyme bedingt ist. Durch die Enzymlehre werden Erscheinungen aufgeklärt, für die in den Arbeiten des ersten Teiles keine befriedigende Erklärung gefunden werden konnte, so dass trotz der Zweiteilung der einheitliche Charakter der Arbeiten gewahrt bleibt. Die besprochenen Arbeiten besitzen ein weit über die Grenzen der Gärungsgewerbe hinausgehendes Interesse und bieten jedem, der den Geheimnissen des Hefenlebens und der Hefenarbeit auf Grund der Eiweißabwandlung in der Hefe nachzuforschen bemüht ist, ein eben so reichhaltiges wie wertvolles Material.

The Danish Arctic Biological Station in Greenland.

In Biolog. Centralblatt for Aug. 15, 1905, I published a short article about the proposed Biological Station in Greenland.

I am now able to state that the money for the erection of the building is donated by Hrr. Justitsraad P. Holck of Copenhagen and the Danish government has promised to pay the running expenses of the station.

The site chosen for the station is on Disco Island near the colony of Godhavn. This place is according to authorities a well chosen vantage-ground for the study of arctic biology, and the plan has received the most hearty approval of German, English, American, Swedish and Danish biologists.

The station will be built during the summer of 1906 and open to investigators in 1907. It will be in charge of a resident investigator. Hrr. Cand. Mag. M. P. Porsild, who proposed the plan, is the chosen director of the station. The station is open to investigators, foreign and Danish alike, free of charge. There is free lodging in connection with the station and all facilities as motor-launch, boats, sledges, instruments, books, etc., are also free of charge. A native guide to carry tents and other material for shorter expeditions can be had at this station, but longer expeditions must be done at the expense of the visiting scientists.

It is estimated that a stay in Greenland during a summer will cost about 1500 marks, covering the fare both ways between Copenhagen and Greenland. Steamers for Greenland leave Copenhagen in May and June and leave Disco Island in August and September.

The great interest connected with such a station from a biological, geological and geographical point of view need not to be emphasized here and I believe the Danish government and especially the future director ought to be congratulated for his zealous effort to bring this plan to a successful end. Prof. C. O. Whitman, in recommending the plan said: „It is a unique undertaking and if adequately supported it has every promise of proving and epoch-making event in the biological world.“ Or in the words of Prof. J. Loeb, „The future of biology lies in the marine laboratories“.

Detailed information for those who intend to study in the laboratories may be had by writing Hrr. Cand. Mag. M. P. Porsild, Botanical Museum, University of Copenhagen, Denmark.

Martin E. Henriksen.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVI. Bd. **1. Mai 1906.** **№ 9.**

Inhalt: Ursprung, Die Erklärungsversuche des exzentrischen Dickenwachstums. — Popoff, Fischfärbung und Selektion. — Weinberg, Die Pygmäenfrage und die Deszendenz des Menschen. Fuchs, Physiologisches Praktikum für Mediziner.

Die Erklärungsversuche des exzentrischen Dickenwachstums.

Von A. Ursprung.

Trotzdem es sich bei dem exzentrischen Dickenwachstum um eine Erscheinung handelt, die allgemein verbreitet und allgemein bekannt ist, so findet man sie doch heute in den Lehrbüchern in der Regel kaum erwähnt, während ihr früher, wo die Untersuchungen doch noch viel lückenhafter waren, eine ausführliche Besprechung gewidmet wurde. Auch in den Handbüchern wird das exzentrische Dickenwachstum meist mit wenigen Worten erledigt[1]). Es ist das um so weniger begreiflich, als es sich weder um eine seltene noch um eine erst seit kurzem bekannte Erscheinung handelt. Beinahe jeder Stamm und Ast zeigt an der einen oder anderen Stelle eine exzentrische Verlagerung des Markes und die ersten Beobachtungen gehen bis auf Malpighi zurück. Knight, Hugo von Mohl, Sachs beschäftigten sich mit dieser Frage und in neuerer Zeit wurde ihr besonders von Kny, Wiesner, Hartig und Schwarz große Aufmerksamkeit geschenkt.

1) Eine Ausnahme bildet Haberlandt's Physiologische Pflanzenanatomie, die schon in den alten, besonders aber in der neuesten Auflage die Erscheinung ziemlich eingehend bespricht.

In meinen „Untersuchungen über das exzentrische Dickenwachstum an Stämmen und Ästen“ (25) versuchte ich die bis jetzt bekannten, auf die genannten Organe sich beziehenden morphologischen Tatsachen zusammenzustellen und die vorhandenen Lücken durch eigene Untersuchungen etwas auszufüllen. In der vorliegenden Abhandlung will ich die Versuche besprechen, die bisher gemacht wurden, um diesen Wachstumsmodus zu erklären[1]). Die sämtlichen Erklärungsversuche lassen sich in zwei große Gruppen einteilen, die ganz verschiedener Natur sind, in kausalmechanische und kausalfinale. Diese Trennung ist auch in der folgenden Behandlung durchgeführt.

Die verschiedenen Arten des exzentrischen Dickenwachstums sind jeweils gesondert behandelt. Die weitere Einteilung richtet sich nach den Ursachen, die zur Erklärung herangezogen wurden.

A. Kausalmechanische Erklärungsversuche.

a) Hyponastie.

Nach den Ursachen, welche die Hyponastie bewirken sollen, lassen sich sechs verschiedene Gruppen von Erklärungsversuchen unterscheiden. Als bewirkende Ursachen werden in Anspruch genommen: Schwerkraft, Längsdruck, Beleuchtung, Feuchtigkeit, Rindendruck, Ernährung.

1. Schwerkraft. Da das stärkste Dickenwachstum nach unten erfolgt, so ist es leicht verständlich, dass schon die ersten Beobachter die Ursache in der Schwerkraft suchten. Die Einwirkung sollte bald eine mehr unmittelbare, bald eine mittelbare sein; im ersteren Falle waren die Vorstellungen recht rohe.

Der erste Erklärungsversuch der Hyponastie findet sich 1833 bei Decandolle (1), dem überhaupt nur diese Art des exzentrischen Dickenwachstums bekannt war. Es wird die Annahme „eines infolge der Schwere stattfindenden Durchsickerns der Nahrungssäfte von der oberen Seite nach der unteren“ gemacht. „Flösse der Nahrungssaft in geschlossenen Gefäßen, so wäre obige Tatsache unmöglich; wenn derselbe aber durch die Interzellulargänge strömt, so ist sie sehr leicht zu begreifen.“ Auch Hugo v. Mohl (2) nimmt 1862 an, dass der absteigende Nahrungssaft, dem Gesetz der Schwere folgend, in horizontal oder schief liegenden Zweigen in größerer Menge auf der unteren Seite des Zweiges zum Stamme fließe und diesen Teil stärker ernähre. Da der Nahrungssaft nicht in den Interzellularen fließt und sich nicht einfach dem Gesetz der Schwere folgend im unteren Teil des Astes sammelt, ähnlich wie das Regenwasser auf dem Grunde eines Steinhaufens, so fällt diese Hypo-

1) Bis jetzt wurden die Erklärungsversuche des exzentrischen Dickenwachstums kritisch besprochen von Kny (19) und Schwarz (17).

these. Die Unrichtigkeit der als selbstverständlich betrachteten Voraussetzung, das ungleiche Wachstum sei die Folge ungleicher Ernährung, wird später dargetan werden.

Komplizierter ist die Wirkungsweise, welche 1867 G. Kraus (3) der Schwerkraft zuschreibt. Nach ihm verursacht die Schwere ein Breiterwerden der Zellen des Rindengewebes auf der Astunterseite, womit eine Verminderung der Querspannung auf der Astunterseite verbunden ist. Infolge dieser verringerten Spannung sollen sich die Nährstoffe auf dieser Seite anhäufen und der Holzkörper daher stärker wachsen. Dass die Hyponastie nicht auf diese Weise zustande kommen kann, geht schon aus den Versuchen Krabbe's (8) hervor, nach denen die Rindenspannung viel zu gering ist, um auf das Dickenwachstum einen Einfluss ausüben zu können. Derselbe Autor wies ferner (9) nach, dass an exzentrisch gewachsenen Stämmen und Ästen die Tangentialspannung der Rinde an dem Orte maximalen Wachstums am größten ist, solange die Rinde keine wesentlichen Veränderungen erfahren hat. Wiesner (11) nimmt 1868 an, dass die Zellbildung, wenn sie im Sinne der Schwere erfolgt, beschleunigt werde, hingegen eine Verzögerung erfahre, wenn hierbei die Schwere zu überwinden ist. Die Unrichtigkeit dieser Annahme ergibt sich aus dem Vorkommen der Epinastie und noch besser aus der Tatsache, dass an demselben Ast hyponastische und epinastische Stellen vorhanden sein können. Eine merkwürdige Ansicht spricht Gabnay (10) 1892 aus. Nach ihm ist der Bildungssaft der Nadelhölzer einfacher und spezifisch schwerer als der der Laubhölzer, da auch die Struktur des Nadelholzes eine einfachere ist und sein spezifisches Gewicht größer ist. Der Bildungssaft der Nadelhölzer soll ferner gegen die Sonnenstrahlen weniger empfindlich sein, als derjenige der Laubhölzer. Hiernach könnte natürlich ein Ast nicht an der einen Stelle hyponastisch, an einer anderen epinastisch sein. Es ergeben sich somit aus der Annahme Konsequenzen, die mit den zu erklärenden Erscheinungen nicht übereinstimmen, so dass es gar nicht nötig ist, auf den bedeutungslosen Erklärungsversuch selbst näher einzugehen.

2. Längsdruck. R. Hartig (20) äußert sich 1896 in einer Abhandlung über das Rotholz der Fichte folgendermaßen: „Die Organe der Unterseite bilden sich unter der Einwirkung eines Längsdruckes, da der Ast durch das Gewicht der Zweige nach unten umgebogen wird. Es entsteht hier deshalb Rotholz.“ Inwiefern „deshalb“ Rotholz entstehen soll, ist aus dieser Arbeit nicht zu ersehen, dagegen drückt sich Hartig in einem anderen Aufsatz (21) etwas deutlicher aus, bei Besprechung der Windwirkung. „Der Druck des Windes übt einen Reiz auf das Plasma der Kambiumschicht aus, welche in zweckentsprechender Weise durch gesteigertes Wachstum (und durch Dickwandigkeit der Organe) auf diesen Reiz

reagiert." Was für einem Zweck entsprochen werden soll, ist allerdings nirgends angegeben. Für uns handelt es sich jetzt jedoch nur darum, zu untersuchen, ob der Längsdruck auf der Unterseite als Ursache der Hyponastie aufgefasst werden darf. Eine der primitivsten Forderungen, die an eine Hypothese gestellt werden, ist die, dass die aus ihr sich ergebenden Folgerungen den Tatsachen nicht widersprechen. Nun habe ich aber nachgewiesen (25), dass die Koniferenäste auch Epinastie aufweisen können; der Längsdruck steht also selbst bei den Koniferenästen nicht immer mit stärkerem Dickenwachstum in Zusammenhang. Annähernd vertikal stehende, bajonettartig verbogene Koniferenstämme befolgen in ihrem Wachstum das Prinzip der Ausgleichung der Krümmungen, wobei das stärkste Dickenwachstum bald auf der Seite des Längsdruckes, bald auf der gegenüberliegenden Seite stattfindet. Von einer Hypothese verlangt man ferner, dass aus der hypothetisch angenommenen Ursache nicht ebensogut wie die gegebene Tatsache eine andere sich ableiten lässt. Nun können wir aber mit eben demselben Recht behaupten, dass der Längsdruck das Dickenwachstum verlangsame, denn bei allen epinastischen Ästen fällt die Seite stärksten Längsdruckes mit dem schwächsten Dickenwachstum zusammen.

Schwarz (17) schließt 1899 aus den ihm bekannten Tatsachen, dass der Druck als alleinige Ursache des exzentrischen Dickenwachstums der Kiefer anzusehen ist. „Man wird sich jedoch hüten müssen, die hier gewonnenen Anschauungen ohne weiteres auf andere Pflanzen zu übertragen. Schon der Gegensatz zwischen Pflanzen mit hyponastischen und epinastischen Zweigen weist auf Unterschiede hin, welche durch die verschiedene Reaktionsfähigkeit der einzelnen Spezies gegen Druckwirkungen bedingt sein dürften, was jedoch erst durch spezielle Untersuchungen zu beweisen wäre." Während Hartig, wie später gezeigt werden soll, neben dem Druck auch noch andere Faktoren zur Erklärung herbeizieht, sieht Schwarz den Druck als alleinige Ursache an. Die Tatsache, dass an *Pinus*-Ästen auch Epinastie vorkommt, war damals eben noch nicht bekannt. Es wäre wohl auch die schon a priori nicht sehr glaubwürdig erscheinende Vermutung von der verschiedenen Reaktionsfähigkeit der einzelnen Spezies nicht ausgesprochen worden, wenn man die häufigen Abwechslungen von Epinastie und Hyponastie an demselben Ast schon gekannt hätte.

3. Beleuchtung. Nachdem Kraus in der oben angegebenen Weise den Einfluss der Schwerkraft besprochen, fügt er hinzu: „Den Einfluss des Lichtes auf das Exzentrischwerden des Holzkörpers hat man sich ebenso zu denken." Da die vorausgesetzte Wirkung der Schwerkraft nicht stattfindet, so muss auch die Annahme eines „ebenso" wirkenden Lichtes unrichtig sein.

4. Feuchtigkeit. Wiesner (12) zählt unter den Faktoren, welchen für das Zustandekommen der Hyponastie eine Bedeutung zukommen soll, auch die Feuchtigkeit auf, und bespricht ihre Wirkungsweise an *Ginkgo*, wo der Reichtum an Lentizellen auf der Astunterseite Hand in Hand mit der Hyponastie des Holzes geht. „Dieses relativ häufige Auftreten der Lentizellen hängt in erster Linie mit der größeren Feuchtigkeit zusammen, welcher in der Regel das untere Periderm ausgesetzt ist und im Zusammenhange damit dürfte die Begünstigung der Zellteilung im unteren Kambium stehen." Wenn auch die Feuchtigkeit auf der Unterseite des Astes etwas größer ist als auf der Oberseite, so ist doch nicht einzusehen, warum damit eine stärkere Kambiumtätigkeit parallel gehen soll. Die Wirkung der Feuchtigkeit kann als eine unmittelbare oder als eine mittelbare, durch die Vermehrung der Lentizellen bedingte, aufgefasst werden. Im ersten Fall hätten wir einen direkten Einfluss relativ kleiner Feuchtigkeitsdifferenzen der Luft auf turgeszente Zellen, die im Innern eines Organes liegen, das einen peripheren Korkmantel besitzt. Eine solche Annahme ist aber zum mindesten gänzlich unwahrscheinlich und darf erst dann Beachtung finden, wenn sie durch Versuche gestützt werden kann. Im zweiten Fall würde die reichere Ausbildung der Lentizellen günstig auf das Kambium wirken, was ja a priori wohl glaubwürdig erscheint; so lange aber das faktische Bestehen des vorausgesetzten Zusammenhanges weder durch vergleichende Beobachtungen noch durch Experimente nachgewiesen ist, handelt es sich um eine bloße Vermutung. Die jetzt bekannten Tatsachen scheinen mir übrigens über die Bedeutung der Feuchtigkeitsdifferenzen ein ziemlich sicheres Urteil zu erlauben. Wenn von zwei benachbarten *Fagus*-Ästen von gleichem Alter, gleicher Gestalt und gleicher Lage der eine epi-, der andere hyponastisch ist, wenn sogar an demselben Ast epinastische und hyponastische Schnitte vorkommen, so geht daraus mit größter Deutlichkeit hervor, dass in diesen Fällen die supponierten Feuchtigkeitsdifferenzen selbst dann nichts erklären könnten, wenn sie die vermutete Wirkung haben würden. Nun schreibt aber Wiesner (12, p. 682): „Diese Anschauung wird durch die Tatsache nicht umgestürzt, dass bei den Laubhölzern der Hypotrophie Epitrophie vorangeht, oder dass der anfänglichen Hypotrophie eine Zeit hindurch Epitrophie folgt. Es greift hier ein anderes Moment ein, welches fördernd auf das oberseitige Dickenwachstum einwirkt und nach Maßgabe seiner Stärke die Hypotrophie verringert, aufhebt oder sogar bedingt, dass nunmehr bis zu einer bestimmten Grenze bloß Epitrophie herrscht." Dieses neue Moment besteht in der reichlicheren Entwickelung der Axillarknospen an der Astoberseite. Es ist jedoch zu bemerken, dass diese Beobachtung nur an *Juniperus Sabina* ge-

macht wurde und dass sie daher nicht generalisiert werden darf. Aber selbst in diesem einzigen Fall fand sich nicht Epinastie, sondern nur schwächere Hyponastie und es ist eine einfache Vermutung, dass dieselbe mit der Bildung der Axillarknospen in ursächlichem Zusammenhang stehe.

5. Rindendruck. Detlefsen (14) bezeichnet den durch Belastung oder Form des Organs hervorgerufenen Rindendruck, ohne Beziehung zur Schwerkraft, als die Ursache des exzentrischen Dickenwachstums, wobei ganz allgemein die Stelle stärker in die Dicke wachsen soll, an welcher der Rindendruck kleiner ist. Diese Behauptung ist in dieser allgemeinen Form unrichtig, wie schon früher erwähnt wurde, aber auch für diejenigen Fälle, in welchen wirklich das stärkere Dickenwachstum an der Seite schwächeren Rindendruckes auftritt, ist die Unhaltbarkeit der Rindendrucktheorie durch die Untersuchungen Krabbe's nachgewiesen worden.

Nach Kny (18) ist der Rindendruck ebenfalls, wenn auch nicht einzig, von Bedeutung. Durch Verschiedenheiten im anatomischen Bau der Rinde und im Zellinhalt bei verschiedenen Pflanzen und die dadurch bedingte verschiedene Wirkung von Temperatur- und Feuchtigkeitsdifferenzen auf den Rindendruck wird von demselben Autor auch versucht, eine Erklärung der Tatsache anzubahnen, dass an gleichgelagerten Ästen bald Hyponastie, bald Epinastie zu beobachten ist. Durch die Krabbe'schen Versuche haben auch diese Spekulationen ihre Bedeutung verloren.

6. Ernährungsdifferenzen. Kny (19) ist der Ansicht, dass bei der ausgesprochenen Hyponastie der Koniferen eine „bevorzugte Ernährung der Unterseite" mitwirken „muss". Nach Wiesner (12) erscheint bei ausgesprochener Anisophyllie das Holz an jener Seite des Stammes gefördert, welche die größeren Blätter trägt. „Es liegt am nächsten, anzunehmen, dass die in den unteren größeren Blättern vor sich gehende verstärkte Produktion plastischer Stoffe die Ursache der Hypotrophie ist." Auch im Jahre 1895 schreibt Wiesner (13), dass „im Grunde genommen die einseitige Wachstumsförderung auf einseitig gesteigerter Ernährung beruhen muss" ... „Wenn ich aber sage, dass die einseitige Wachstumsförderung auf einseitig gesteigerter Ernährung beruht, so sind damit die vorgeführten Fälle einseitiger Wachstumsförderung keineswegs erklärt. Es ist durch den gewählten Ausdruck die Erscheinung kaum mehr als umschrieben. Denn die einseitig gesteigerte Ernährung erfordert selbst erst eine nähere Erklärung."

Wenn wirklich die einseitige Wachstumsförderung auf einseitig gesteigerter Ernährung beruht, dann muss eine im Wasser lebende Algenzelle, die an einem Ende wächst, dort besser ernährt sein, als im übrigen Teil. Diese und ähnliche Betrachtungen dürften zeigen, dass die Zufuhr von Nahrungsstoffen das Wachstum nicht

bedingt, sondern nur ermöglicht, und dass ein Organ trotz der besten Ernährung nicht wächst, wenn es nicht zum Wachsen geneigt ist. Die Wachstumsförderung beruht nicht auf gesteigerter Ernährung, sondern es fließen umgekehrt die Nahrungsstoffe hauptsächlich jenen Stellen zu, an denen sie vorwiegend verbraucht werden. Es ist somit schon die Voraussetzung, die von diesen Ernährungs„theorien" als selbstverständlich hingenommen wird, unrichtig.

Nachdem durch diese Betrachtungen gezeigt wurde, dass es zurzeit eine kausal-mechanische Erklärung der Hyponastie nicht gibt, sollen die für die Epinastie herbeigezogenen Erklärungsversuche besprochen werden.

b) Epinastie.

Außer durch den Rindendruck wurde die Epinastie nur noch durch die Lichtwirkung zu erklären versucht.

1. Rindendruck. Durch die Untersuchungen von Krabbe wurde nachgewiesen, dass diesem Faktor keine Bedeutung zukommen kann.

2. Beleuchtung. Da das Licht durch eine dickere Rinden- und Borkenschicht nicht eindringen kann, so ist eine Einwirkung nur im Jugendzustand möglich, worauf schon von Kny (19, p. 17) aufmerksam gemacht wurde. Nun findet sich aber eine Förderung des Dickenwachstums der Oberseite nicht nur an jungen, sondern auch an alten Ästen und Stämmen. Ein Zusammenhang zwischen der Epinastie und der Einwirkung des Lichtes auf das Kambium ist somit nicht vorhanden. Nach dem Gesagten braucht die unbegründete und nichtssagende Behauptung Gabnay's (10), die Bildungssäfte der Laubhölzer seien gegen den Einfluss des Sonnenlichtes empfindlicher als die der Nadelhölzer, nicht mehr als erwähnt zu werden.

c) Exzentrisches Dickenwachstum vertikaler Organe.

Am zahlreichsten sind die Versuche, die Exzentrizität vertikaler Stämme zu erklären; die exzentrische Ausbildung des Stammquerschnittes ist ja auch für den Forstmann von praktischem Interesse. Folgenden Ursachen wurde die Exzentrizität zugeschrieben: Himmelsrichtung, Zentrifugalkraft, Rindendruck, Wind, Längsdruck, Ernährung.

1. Himmelsrichtung. Die Ansicht Muschenbroeck's (4), nach welcher die Kälte des Nordens das Dickenwachstum hindert, basiert auf der unrichtigen Voraussetzung, die Jahresringe seien auf der Nordseite schmäler. In ähnlicher Weise spricht sich auch Wilhelm (5) aus. Hartig (22) dagegen schreibt: „Ob die ausgesprochene Vermutung, das häufig verminderte Dickenwachstum der

Südseite der Bäume sei einem hemmenden Einfluss der direkten Sonnenwirkung zuzuschreiben, begründet ist, wäre noch näher zu prüfen."

2. Zentrifugalkraft. Musset (7) fand an den von ihm gemessenen Stämmen einen größeren Ostwestdurchmesser und schriebdies der durch die Umdrehung der Erde hervorgerufenen Zentrifugalkraft zu. Wäre diese Annahme richtig, dann müsste dieser Durchmesservergrößerung eine allgemeine Verbreitung zukommen, was nicht der Fall ist. Es leuchtet aber auch sonst ein, dass eine solche Vermutung nicht als Erklärungsversuch gelten kann, denn weder durch Experimente, noch durch theoretische Betrachtungen wurde die Möglichkeit einer solchen Wirkung der Zentrifugalkraft zu erweisen versucht.

3. Rindendruck. Knight (6) hatte gefunden, dass bei einem Bäumchen, das sich, infolge einer entsprechenden Befestigung, unter dem Einfluss des Windes nur nach Nord und Süd bewegen konnte, der Durchmesser in Richtung der Bewegung zu dem dazu senkrechten sich verhielt wie 13 : 11. Der Versuch dauerte vom Winter bis zum darauffolgenden Herbst. Sachs (15) gibt hierfür die folgende Erklärung. Durch das Hin- und Herbiegen wurde die Rinde jedesmal auf der konvexen Seite gedehnt und so gelockert, wodurch eine Verminderung des Rindendruckes an diesen Stellen bedingt war. Eine Folge des schwächeren Rindendruckes war dann das stärkere Dickenwachstum. Knight selbst suchte die Erscheinung auf Verschiedenheiten in der Ernährung zurückzuführen. Eine ähnliche Anschauung wie Sachs hat auch Nördlinger (16). Einseitige Förderung des Dickenwachstums soll nach ihm ferner durch einseitiges Aufreißen der Rinde und dadurch hervorgerufene Verminderung des Rindendruckes bedingt sein können. Die Unrichtigkeit der Rindendrucktheorie wurde, wie schon früher erwähnt, von Krabbe erwiesen.

4. Wind. Nach Nördlinger (16) ist auf exponierten Punkten des Berg- oder Hügellandes, sowie in Alleen, welche keinen Schutz gegen den herrschenden Sturm haben, die Exzentrizität in die Augen springend und erklärt sich „durch teilweise Lähmung der das Kambium einengenden Rinde auf der dem Winde zu- und der vom Wind abgekehrten Seite". Hartig (21) führt an, dass die Fichten in der Umgebung Münchens auf der dem Wind entgegengesetzten Seite die breiteren Ringe und das festere Holz besitzen. Wenn er dann weiter schreibt: „Es handelt sich dabei im wesentlichen um eine Reaktion des Baumes gegen den Druck, den der Wind ausübt, und dem durch breite Ringe und Festigkeit des Holzes auf der entgegengesetzten Baumseite entgegengewirkt wird," so gibt er hiermit nur eine Umschreibung der Beobachtungstatsache, nicht aber eine Erklärung.

5. Längsdruck. Schon aus der eben angeführten Stelle geht hervor, dass Hartig die Exzentrizität auf den durch den Wind ausgeübten Längsdruck zurückführen will. Etwas deutlicher drückt er sich an einer anderen Stelle derselben Abhandlung aus: „Der Druck des Windes übt einen Reiz auf das Plasma der Kambiumschicht aus, welche in zweckentsprechender Weise durch gesteigertes Wachstum (und durch Dickwandigkeit der Organe) auf diesen Reiz reagiert." Es wird aber nirgends auseinandergesetzt, worin die Zweckmäßigkeit dieser Reaktion bestehen soll und somit die teleologische Erklärung nicht gefördert, auch der kausal-mechanische Zusammenhang zwischen Wind und gefördertem Dickenwachstum bleibt so dunkel wie zuvor. Dass auf der vom Wind abgekehrten Seite ein Längsdruck ausgeübt wird, ist klar, aber der Nachweis, dass dieser Längsdruck das Wachstum steigert, fehlt. Eingehender beschäftigte sich Schwarz (17) mit dieser Frage; derselbe kommt nach Verarbeitung eines reichen Untersuchungsmateriales zum Schlusse, dass „der Druck als alleinige Ursache des exzentrischen Dickenwachstums der Kiefer anzusehen" ist. „Jene Seiten, auf welche ein Zug ausgeübt wird, bleiben im Wachstum sehr zurück, während an der Druckseite das Wachstum in abnormer Weise gesteigert wird." Es ist nun allerdings richtig, dass bei der Kiefer in der Regel das stärkere Dickenwachstum auf der Druckseite liegt, aber von dieser Regel gibt es Ausnahmen, welche zeigen, dass die Schwarz'sche Hypothese selbst für die Kiefer nicht zutrifft. So sind bajonettartig verbogene Stämme nach dem Prinzip der Ausgleichung der Krümmungen gebaut, wobei das stärkere Dickenwachstum bald auf die Druck-, bald auf die Zugseite zu liegen kommt. Stämme, die in einer Ebene hin- und herpendeln, zeigen in dieser Ebene das stärkste Dickenwachstum, während nach Schwarz der Querschnitt kreisförmig sein müsste. Ich habe früher (23) an Hand eines von Schwarz abgebildeten Querschnittes gezeigt, dass das Dickenwachstum in diesem Falle auf der Zugseite um ebensoviel vermindert wurde, als es auf der Druckseite eine Förderung erhielt. Wenn aber der Zug das Dickenwachstum um gleich viel hemmt als der Druck dasselbe fördert, so müssten bei einem gleichmäßig hin- und herpendelnden Baum die Reize, die eine Kambiumzelle erfährt, in ihrer algebraischen Summe gleich Null sein und die Tätigkeit des Kambiumringes an allen Stellen dieselbe bleiben.

6. Ernährung. Die erste Ernährungshypothese stellte Knight (6) im Jahre 1803 auf. Die Verdickung des Stammes der Apfelbäumchen, die in einer Ebene hin- und herpendelten, war hauptsächlich in der Bewegungsebene erfolgt, was auf die Erleichterung der Saftbewegung zurückgeführt wurde. Die Tatsache, dass auch Stämme, die sich nicht vornehmlich in einer bestimmten

Richtung bewegen, starke Exzentrizität besitzen, weist auf die Unwahrscheinlichkeit des Erklärungsversuches hin. Seine Unrichtigkeit geht aus der allgemeinen Besprechung der Ernährungshypothesen hervor. Nach Hartig (22) wandern die auf einer bestimmten Seite der Baumkrone erzeugten Stoffe genau in lotrechter Richtung abwärts, wenn der Längsverlauf der Organe ein lotrechter ist und keine Hindernisse in der Abwärtsbewegung eintreten. „Zeigt der Baum Drehung, dann bewegen sich auch die Bildungsstoffe in einer spiraligen Richtung um den Stamm abwärts. Aus dem Gesagten erklären sich mannigfache Erscheinungen der Exzentrizität des Jahrringbaues. An einseitig beasteten oder beleuchteten Bäumen entwickelt sich in der Regel der größere Zuwachs an der beasteten Seite, doch kommen häufige Ausnahmen vor, die wahrscheinlich auf den schrägen Verlauf der Organe zurückzuführen sind." Später erwähnt Hartig (20) eine Fichte, welche einseitig beastet war, aber — infolge einseitiger Windwirkung — auf der Seite schwächerer Beastung stärkeres Dickenwachstum zeigte. Hieraus geht aufs neue hervor, dass eine genügende Ernährung nur einer der Faktoren ist, die das Wachstum ermöglichen, dass aber andere Momente darüber entscheiden, ob Wachstum stattfindet und wie es vor sich geht. Die bei Besprechung der Hyponastie angeführten allgemeinen Erörterungen gelten natürlich in gleicher Weise für diesen Fall und brauchen nicht wiederholt zu werden. Schon früher hatte auch Kny (19, p. 30) die Ansicht ausgesprochen, dass eine einseitige Förderung der Belaubung eine entsprechende einseitige Begünstigung des Dickenwachstums zur Folge haben müsse. Alle übrigen Autoren, die sich darauf beschränkten, den Zusammenhang zwischen exzentrischem Wachstum und einseitiger Kronen- und Wurzelausbildung zu studieren, kann ich hier übergehen, da sie sich mit der Feststellung der Tatsachen begnügten, ohne den Versuch einer Erklärung zu machen.

Von diesen kausal-mechanischen Erklärungsversuchen beziehen sich nur wenige auf das Gesamtgebiet des exzentrischen Dickenwachstums, die meisten beschränken sich auf die Stämme oder auf die Äste und können auch in letzterem Falle nur für Epinastie oder nur für Hyponastie Geltung haben. Schon a priori können alle jene Erklärungsversuche, die nur für einen oder einige der genannten Spezialfälle bestimmt sind, kein großes Vertrauen beanspruchen, denn entweder waren dem betreffenden Autor die übrigen Fälle exzentrischen Dickenwachstums überhaupt nicht bekannt oder sie wurden absichtlich unberücksichtigt gelassen. Eine Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums muss sich aber auf alle seine Erscheinungsformen erstrecken. Vom kausal-mechanischen Standpunkt aus liegt eine solche Erklärung zurzeit nicht vor, ja sie ist

sogar, wie wir gesehen haben, nicht einmal für einen der Spezialfälle vorhanden. Hier ist noch zu bemerken, dass Wiesner neben äußeren Faktoren auch innere Ursachen für das Zustandekommen der Exzentrizität verantwortlich macht.

B. Teleologische Erklärungsversuche.

Nachdem im ersten Abschnitt gezeigt worden war, dass eine kausal-mechanische Erklärung zurzeit nicht möglich ist, sollen nun die teleologischen Erklärungsversuche einer kritischen Besprechung unterzogen werden.

a) Hyponastie.

Die von mir zuerst im Jahre 1900 (23) und später 1901 (24) ausgesprochene Vermutung, die Verlegung des Dickenwachstums auf die Unterseite hänge bei nach unten gebogenen Ästen mit der Materialersparnis zusammen und lasse sich auf diese Weise teleologisch erklären, hat sich nicht bestätigt. Es muss allerdings zugegeben werden, dass zu einer bestimmten Verdickung der Konkavseite weniger Material verbraucht wird als zur Anbringung einer entsprechenden Verdickung auf der konvexen Seite und es ist auch anzunehmen, dass bei der sonst so ökonomischen Verwendung des Materials beim Aufbau der Stämme und Äste in diesem Punkte keine Ausnahme gemacht wird, falls nicht aus anderen Gründen ein abweichendes Verhalten vorteilhafter erscheint. Dieses abweichende Verhalten findet sich nun aber tatsächlich in der Natur; als Beispiel mögen die nach oben gekrümmten Koniferenstämme und Äste dienen, die hyponastisch sind. Eine genauere Prüfung zeigte, dass das Prinzip von der möglichst ökonomischen Verwendung des Baumaterials in diesen Fällen nur scheinbar nicht befolgt wird.

Bereits im Jahre 1901 hatte ich die Vermutung ausgesprochen, es könnte vielleicht bei einem exzentrisch gebauten Ast die Biegungsfestigkeit in der natürlichen Lage eine größere sein als in der inversen. Die damals ausgeführten Versuche zeigten auch, dass an dem untersuchten Balken von *Fraxinus* die Biegungsfähigkeit in der einen Lage kleiner war als in der um 180° gedrehten, aber über das Verhältnis der Bruchfestigkeit in den verschiedenen Richtungen konnte natürlich durch diese Experimente nichts ermittelt werden. Einen wesentlichen Fortschritt bedeutet in dieser Beziehung die von Sonntag (27) eingeführte Versuchsmethode, nach welcher die Zug- und Druckfestigkeit der Gewebe auf der Ober- und Unterseite des Astes bestimmt wurde. Es zeigte sich, dass bei *Picea* das Holz auf der Oberseite, also auf der Zugseite, zugfester ist als das Holz auf der Unterseite, der Druckseite, während umgekehrt die Druckfestigkeit des Holzes auf der Unterseite größer ist als auf der Oberseite. Aus diesen Versuchsresultaten ergibt

sich eine teleologische Erklärung dafür, dass das Rotholz auf der Unterseite und das Weißholz auf der Oberseite sich findet, aber wozu mehr Rotholz als Weißholz gebildet wird, also die Zweckmäßigkeit der Hyponastie der *Picea*-Äste ist hieraus nicht ersichtlich. In meiner letzten Arbeit über diesen Gegenstand (26) glaube ich nun endlich die Antwort auf diese Frage gefunden zu haben, indem ich die Größe der Druckfestigkeit der Unterseite mit der Größe der Zugfestigkeit der Oberseite verglich, und nicht, wie das bisher geschehen war, die Druckfestigkeit auf der einen Seite mit der Druckfestigkeit auf der anderen und die Zugfestigkeit auf der einen Seite mit der Zugfestigkeit auf der anderen. Es zeigte sich, dass bei dem untersuchten stark hyponastischen *Picea*-Stamm die Druckfestigkeit des Druckholzes geringer war als die Zugfestigkeit des Zugholzes. In diesem Falle und in ähnlichen Fällen ist die Hyponastie deshalb zweckmäßig, weil auf diese Weise die geringere Qualität durch größere Quantität ersetzt wird.

Dass aber außerdem auch das Prinzip der Materialersparnis eine Rolle spielen kann, indem es imstande ist, die Hyponastie zu schwächen und sogar in Epinastie überzuführen, habe ich früher dargetan (25). Es geschah dies bei der Besprechung schlangenförmig gekrümmter Äste und Stämme, die in ihrem Dickenwachstum das Prinzip der Ausgleichung der Krümmungen befolgen, das sich durch die damit verbundene Materialersparnis als sehr zweckmäßig erweist.

b) Epinastie.

In ähnlicher Weise, wie die für die Hyponastie aufgestellte Vermutung erwies sich auch die von mir zu gleicher Zeit für die Epinastie gegebene als unhaltbar. Denn die Voraussetzung, dass Epinastie nur bei nach oben gekrümmten Organen sich finde, für diese aber Regel sei, stimmt mit den Beobachtungen nicht überein. Einmal gibt es nach oben gekrümmte Organe, die hyponastisch sind und dann zeigt sich Epinastie auch an anders gestalteten Organen, wie z. B. an den geraden, horizontalen *Eriodendron*-Ästen. Später fand ich dann, dass eine Vergleichung der Druck- und Zugfestigkeit auf den beiden antagonistischen Seiten zu einer teleologischen Erklärung der Exzentrizität der *Eriodendron*-Äste führt; die Zugfestigkeit der Zugseite ist in diesem Falle geringer als die Druckfestigkeit der Druckseite und es ist daher zweckmäßig, dass durch eine stärkere Verdickung der Oberseite die geringere Qualität durch größere Quantität ersetzt wird. Die Festigkeitsverhältnisse sind denen von *Picea* gerade entgegengesetzt und es ist daher klar, dass auch das Dickenwachstum im umgekehrten Sinne verläuft.

Falls Differenzen zwischen der Zug- und Druckfestigkeit nicht bestehen oder klein sind, so können auch andere Faktoren dafür maßgebend sein, welche Art des Dickenwachstums eingeschlagen

wird. Bei dem untersuchten, einfach gebogenen *Fagus*-Stamm liegen die Festigkeitsverhältnisse annähernd so, wie das eben angenommen wurde und es erklärt sich daher, dass das Dickenwachstum, dem Prinzip der Materialersparnis entsprechend hauptsächlich auf der konkaven Seite, als Epinastie, erfolgt, besonders da hierdurch noch eine, wenn auch geringe Verkürzung des Hebelarms bewirkt wird, mit dem das Gewicht von Stamm und Krone wirkt.

Die Epinastie der Bretterwurzeln endlich ist leicht verständlich, da bei dieser Art des Dickenwachstums der Bodendruck nicht zu überwinden ist und die Biegungsfestigkeit des Stammes natürlich mehr erhöht wird, wenn das stützende Brett über dem Boden sich findet, als wenn es in denselben eingewachsen ist.

c) Exzentrisches Dickenwachstum vertikaler Organe.

Es ist von vornherein klar, dass die für die Hyponastie und Epinastie gegebene teleologische Erklärung ohne weiteres auf vertikale Organe auszudehnen ist. Der Unterschied besteht nur darin, dass die biegende Kraft hier nicht die Schwerkraft ist (einseitige Kronenausbildung ausgenommen), sondern der Wind. Für den Baum kommt es selbstverständlich nicht auf die Natur der biegenden Kraft an, sondern einzig auf die Richtung und Größe der Kraft. Wir werden daher auch hier auf der Zugseite schwächeres Dickenwachstum haben, wenn ihre Zugfestigkeit größer ist als die Druckfestigkeit der Druckseite. Wenn die Festigkeitsverhältnisse umgekehrt liegen, wird auch die Zugseite im Wachstum gefördert sein und wenn endlich die Differenzen klein sind oder ganz fehlen, so werden andere Faktoren den Ausschlag geben.

Ist der Stamm verbogen, bajonettartig oder schlangenförmig, dann kommt noch das Prinzip der Krümmungsausgleichung in Betracht, durch dessen Befolgung nicht nur an Material gespart, sondern auch die durch jede Krümmung bedingte Biegungskraft eliminiert wird.

Früher als die Spezialfälle hatte die Erscheinung des exzentrischen Dickenwachstums im großen und ganzen eine teleologische Erklärung gefunden. Bereits im Jahre 1900 (23) wies ich darauf hin, dass die Epinastie, die Hyponastie und die Exzentrizität vertikaler Organe ein Schutzmittel gegen Biegung vorstellen und später (24) ging ich auf die Besprechung der hierdurch bedingten Zweckmäßigkeit näher ein.

Allerdings wurde durch diese Untersuchungen nur dargetan, wozu der mit exzentrischem Wachstum verbundene elliptische Querschnitt dient und welchen Zweck die Verlegung der großen Achse der Ellipse in die Richtung der biegenden Kraft hat. Dies ist aber auch das einzige Merkmal, das den verschiedenen Fällen des

exzentrischen Dickenwachstums gemein ist. Eine einfache, theoretische Betrachtung zeigte ferner, dass allfällige Abweichungen von dieser Regel keine wirklichen Ausnahmen zu sein brauchen, da derselbe Zweck ebensogut auf andere Weise erreicht werden kann. Tritt an die Stelle eines elliptischen Querschnittes, also einer größeren Massenproduktion in Richtung der biegenden Kraft eine bessere qualitative Ausbildung der Gewebe, so vermag der runde Querschnitt dasselbe zu leisten. Später hat dann besonders Sonntag (27) diese und ähnliche Fragen eingehend behandelt und meine theoretischen Betrachtungen durch experimentelle Untersuchungen bestätigt. Haberlandt weist in der 3. Auflage seiner Pflanzenanatomie (29) darauf hin, dass er bei Erwähnung der starken vertikalen Abplattung der Astbasis einiger Kandelaberbäume (28) die dadurch bedingte Erhöhung der Biegungsfestigkeit hervorgehoben habe. Die betreffende Stelle war mir allerdings nicht bekannt; dagegen schrieb Haberlandt drei Jahre später (29, 2. Aufl.), dass sich nicht sagen lasse, ob mit dem exzentrischen Dickenwachstum der Zweige und Äste ein biologischer Vorteil verbunden ist. Hartig (21) sagt zwar, dass beim exzentrischen Bau des Fichtenstammes der Baum in zweckentsprechender Weise auf den äußeren Reiz reagiere, er gibt aber nicht an, worin die Zweckmäßigkeit liegt.

Wir haben gesehen, dass es zurzeit nicht möglich ist, das exzentrische Dickenwachstum kausal-mechanisch zu erklären, dass aber eine teleologische Erklärung sowohl für die Erscheinung im großen und ganzen, als auch für die einzelnen Spezialfälle vorliegt. Die experimentellen Untersuchungen, welche der Erklärung der Spezialfälle zugrunde liegen, beziehen sich allerdings erst auf einige wenige exzentrische Organe, welche als möglichst typische Beispiele für die verschiedenen Arten des Dickenwachstums ausgewählt wurden. Es muss die Aufgabe weiterer Untersuchungen sein, diese Versuche auf möglichst viele Spezies auszudehnen. Für die Richtigkeit der gegebenen Erklärung spricht das zurzeit bekannte Tatsachenmaterial, dann aber auch schon von vornherein ihre logische Herleitung aus einfachen mechanischen Prinzipien und ihre Zurückführung auf umfassende und allgemein gültige Naturgesetze. Um eine möglichst ökonomische Verwendung des Baumaterials handelt es sich, wenn der regelmäßige Fichtenstamm und seine Äste als Träger von gleichem Widerstand ausgebildet sind, wenn die Anordnung der mechanischen Elemente in den zug-, druck- und biegungsfesten Organen nach den Regeln der Mechanik erfolgt, wenn ein Organ in Richtung der biegenden Kraft einen größeren Durchmesser besitzt als in der dazu senkrechten, wenn in bajonett- oder schlangenförmig gekrümmten Stämmen das Dickenwachstum nach dem Prinzip der Ausgleichung der Krümmungen vor sich geht und die Druckfestigkeit der Druckseite der Zugfestigkeit der Zug-

seite durch exzentrisches Wachstum möglichst gleich gemacht wird. Immer läuft es darauf hinaus, mit dem zu Gebote stehenden Material die größtmöglichste Festigkeit zu erzielen.

Zum Schlusse mögen noch einige Bemerkungen über die Terminologie beigefügt werden. Ich habe absichtlich die alten, von Schimper eingeführten Bezeichnungen Epinastie und Hyponastie beibehalten, obschon sie ja nachher auch für eine ganz andere Wachstumserscheinung gebraucht wurden und daher die Gefahr eines Missverständnisses nicht ausgeschlossen ist. Es ist jedoch immer leicht, durch einen kleinen Zusatz jede Zweideutigkeit zu vermeiden; gewöhnlich aber wird sich aus dem Zusammenhang ohne weiteres ergeben, welche Art Epi- oder Hyponastie gemeint ist. Die von Wiesner vorgeschlagenen und von ihm und seinen Schülern seitdem angewendeten Ausdrücke Epitrophie und Hypotrophie schließen die Annahme in sich, dass die Erscheinung auf einseitig gesteigerter Ernährung beruhe (13, p. 486) und wären daher sehr gut gewählt, wenn die Annahme richtig wäre; nun wurde aber gezeigt, dass das exzentrische Dickenwachstum nicht auf Ernährungsdifferenzen beruht, und damit ist denn auch das Urteil über die Anwendbarkeit dieser Ausdrücke gegeben. Denn entweder soll der für eine Erscheinung gebrauchte Terminus gar nichts enthalten, was auf die Erklärung hindeutet, oder aber das richtige.

Freiburg (Schweiz), März 1906.

Literaturverzeichnis.

1. Decandolle, Pflanzenphysiologie, übersetzt von Röper. 1833.
2. Hugo von Mohl, Einige anatomische und physiologische Bemerkungen über das Holz der Baumwurzeln. Bot. Ztg. 1862.
3. G. Kraus, Die Gewebespannung des Stammes und ihre Folgen. Bot. Ztg. 1867.
4. Muschenbroeck, Introductio ad philosophiam naturalem. 1762.
5. Wilhelm, Unterhaltungen aus der Naturgeschichte. 1810. Bd. I, p. 141.
6. Knight, Nachricht von einigen Versuchen über das Absteigen des Saftes in den Bäumen. 1803. Ostwald's Klassiker Nr. 62.
7. Musset, Comptes rendus. Vol. 65, p. 1867.
8. Krabbe, Über das Wachstum des Verdickungsringes und der jungen Holzzellen in seiner Abhängigkeit von Druckwirkungen. Abhandl. d. Berliner Akad. 1884.
9. Krabbe, Über die Beziehungen der Rindenspannung zur Bildung der Jahresringe und zur Ablenkung der Markstrahlen Sitzungsber. d. Berliner Akad. 1882.
10. Gabnay, A fák exczentriczitása, 1892. Ref. in Just's Jahrb. XX, 1.
11. Wiesner, Beobachtungen über den Einfluss der Erdschwere auf Größen- und Formverhältnisse der Blätter. Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1868.
12. — Untersuchungen über den Einfluss der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane. Sitzungsber. der Wiener Akad. Bd. CI, Abt. 1. 1892.
13. — Über Trophien, nebst Bemerkungen über Anisophyllie. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1895.
14. Detlefsen, Versuch einer mechanischen Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums verholzter Achsen und Wurzeln. Schulprogramm, Wismar 1881.

15. Sachs, Lehrbuch der Botanik. 3. Aufl., 1873.
16. Nördlinger, Ovale Form des Schaftquerschnittes der Bäume. Centralbl. f. d. ges. Forstwesen. 1882.
17. Schwarz, Dickenwachstum und Holzqualität von *Pinus silvestris*. Berlin 1899.
18. Kny, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers etc. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1877.
19. — Über das Dickenwachstum des Holzkörpers. Berlin 1882.
20. R. Hartig, Das Rotholz der Fichte. Forstl. nat. wiss. Zeitschr. V. Jahrg. 1896.
21. — Forstl. nat. wiss. Zeitschr. V. Jahrg. 1896. 2. Heft.
22. — Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 1891.
23. Ursprung, Beiträge zur Anatomie und Jahresringbildung tropischer Holzarten. Dissertation. Basel 1900.
24. — Beitrag zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1901.
25. — Untersuchungen über das exzentrische Dickenwachstum an Stämmen und Ästen. Beihefte z. Bot. Centralbl. 1905.
26. — Untersuchungen über die Festigkeitsverhältnisse an exzentrischen Organen und ihre Bedeutung für das exzentrische Dickenwachstum. Beihefte z. Bot. Centr. 1906.
27. Sonntag, Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer. Jahrb. f. wiss. Bot. 1903.
28. G. Haberlandt, Eine botanische Tropenreise. 1893.
29. — Physiologische Pflanzenanatomie.

Fischfärbung und Selektion.

Von **M. Popoff.**

Die merkwürdigen Erscheinungen der Färbungen im Tier- und Pflanzenreich haben bekanntlich bei deszendenztheoretischen Spekulationen eine große Rolle gespielt und speziell für die Selektionslehre wichtiges Beweismaterial geliefert. Ich brauche hier nur an die Fälle von Mimikry und sympathische Färbung bei Vögeln, Säugetieren und Insekten hinzuweisen. Um so verwunderlicher ist es, dass man bisher eine Gruppe des Tierreichs nahezu ganz unberücksichtigt gelassen hat, bei welcher eine ganz auffallende Einheitlichkeit der Färbung zu Erklärungsversuchen geradezu herausfordert. Ich meine die umfangreiche Gruppe der Fische. In dieser Gruppe nämlich, welche vom ersten Blick an eine außerordentliche Mannigfaltigkeit der Färbung aufweist, ist eine unverkennbare Regelmäßigkeit im Erscheinen von einigen Farbentönen zu bemerken: fast alle Fische haben einen silberglänzend gefärbten Bauch, während die Rückenseite meist dunkel abgetönt ist.

Zwar gibt es Ausnahmen von der hier aufgestellten Regel. Es kommt vor, dass der Silberglanz der Bauchseite durch einen mehr oder minder ausgebildeten, mattgelben Schleier bedeckt ist. Diese Änderung des Glanzes der Bauchfärbung tritt besonders deutlich hervor, wenn man pelagische Meeresfische mit solchen vergleicht, die in großen Flüssen, in Teichen und in nicht besonders kristallklaren Seen leben: die pelagischen Meeresfische sind wunder-

voll silberglänzend, während bei den letzteren diese Färbung durch eine gelblich schimmernde ersetzt ist.

Weitere Ausnahmen sind z. B. in der Familie der Salmoniden gegeben, Fischen, die trotz der Durchsichtigkeit des Wassers vielfach eine braune, rötliche oder eine andere dunkle Färbung aufweisen. Der Lebensweise nach sind aber einige von diesen Arten Nachtfische (suchen sich die Nahrung vorwiegend in der Nacht, z. B. *Salmo fario*), andere dagegen leben versteckt unter Steinen, Wurzeln, Wasserpflanzen etc.

Als eine dritte Ausnahme von der regulären Silberfärbung nenne ich die Tiefseefische, bei denen eine Differenzierung in der Bauch- und Rückenfärbung gewöhnlich nicht vorhanden ist — der ganze Fisch ist gleichmäßig dunkel gefärbt. Einen Übergang zu den Fischen der Oberfläche bilden Fische, welche oberhalb von 500 m leben und bei denen nur eine Andeutung von Differenzierung der Färbung vorhanden ist —, die Verschiedenheit in Färbung des Bauches und des Rückens ist verschwommen.

Die in engem Zusammenhang mit der Klarheit des Wassers mit großer Regelmäßigkeit wiederkehrende silberglänzende Bauchfärbung der Fische drängt unwillkürlich zu der Idee, dass sie nicht Ausdruck einer zufälligen Erscheinung sein kann. Es muss irgend eine wirksame Ursache da sein, welche die große Gesetzmäßigkeit hervorgerufen hat. Da die silberglänzende Färbung eine konstante Verteilung aufweist, muss sie von irgendwelchem Vorteil für das Individuum sein, sie muss unter dem starken Einfluss der natürlichen Zuchtwahl gestanden sein und heute noch sich unter ihm befinden, — diesem Einfluss, der nicht nur nötig ist, um ein Merkmal bis zu einer gewissen Vervollkommnung zu bringen, sondern dessen stete Wirkung auch unentbehrlich ist für die Erhaltung des einmal gewonnenen Standes.

Eine in dieser Richtung versuchte Erklärung wird nur dann als genügend und annehmbar betrachtet werden können, wenn sie nicht nur den Zusammenhang von silberglänzender Färbung und der Klarheit des Wassers mit allen seinen Modalitäten befriedigend erklärt, sondern wenn man auch die so stark ausgeprägten, oben aufgeführten Abweichungen von der Norm von ihr aus verständlich machen kann.

Bei der Besprechung der in der Literatur vorliegenden Versuche, die Färbung der Fische zu erklären, sehe ich von den Fällen ab, in denen auffällige, meist bizarre Färbungen und Formen, z. B. Form und Färbung von *Phyllopteryx eques*, *Antennarius marmoratus*, *Lophius* etc. aus den besonderen Lebensbedingungen der betreffenden Tiere, meist im Sinne der Mimikrylehre erklärt worden sind. Ich verweise in dieser Hinsicht auf die Arbeiten von Darwin, Wallace, Pouchet, Marquis de Folin, Prince u. a.

Mit dem Silberglanz beschäftigt sich Mandoul. Er sucht den chemisch-physikalischen Ursachen, welche das Auftreten der silberglänzenden Färbung verursachen, näher zu kommen und findet einen engen Zusammenhang zwischen den sogen. „pigments de la série urique", zu denen auch das Guanin gehört, und der Vervollkommnung der exkretorischen Organe. „Leurs abondance (der „pigments urique") est en rapport avec un développement incomplet de l'appareil excréteur et correspond vraisemblablement à une épuration insuffisante ... Les déchets imparfaitement éliminés chez les Vertebrés inférieurs, s'accumulent dans l'organisme et vont se fixer dans les téguments notamment où ils sont utilisés secondairement dans la coloration. La peau supplée le rein insuffisant" (p. 372 — Recherches sur les colorations tégumentaires — Ann. Sc. N. T. 18). Trotz dieser rein chemischen Erklärung der ersten Entstehung der silberglänzenden Färbung, gibt der Verfasser zu, dass dieselbe, einmal die Farbe vorhanden, durch die natürliche Zuchtwahl weiter fixiert und entwickelt werden kann (p. 422). Später werde ich nochmals die Gelegenheit haben, auf die Wirkung der chemisch-physikalischen Ursachen zurückzukommen.

Man könnte auch daran denken, die Erklärung, welche Tayer für die helle Farbe der Bauchseite der Wüstentiere gegeben hat, auf die Färbung der Fische anzuwenden. Eine derartige Erklärung verlangt jedoch nur eine lichte Färbung der Bauchseite, dass anstatt dieser Färbung ein intensiver Silberglanz vorliegt, würde unberücksichtigt bleiben. Ebenso würden eine Menge charakteristischer Züge in den Lebensbedingungen und dem Bau der Fische keine Berücksichtigung finden, auf die ich genauer eingehe, weil sie für die folgenden Auseinandersetzungen von Wichtigkeit sind.

Erstens, — die seitliche Stellung der Augen (Ausnahme davon machen nur die Fische aus der Familie der *Pleuronectidae, — Pleuronectes, Rhombus*), die Unbeweglichkeit des Kopfes, die nicht besonders große Beweglichkeit der Augen selbst und das Wasserleben, bringen es mit sich, dass die Sehverhältnisse der Fische von denen der anderen Tiere etwas abweichen: die Fische werden die Wasseroberfläche und die in höheren Wasserschichten schwimmende Beute immer unter einem gewissen Winkel sehen; in diesem Fall aber wird der Verfolger nur den Bauch und die Seiten des verfolgten Fisches sehen. Die in der gleichen Wasserschicht schwimmenden Fische werden zwar ganz gesehen, aber diesen letzten Fall können wir ganz außer acht lassen, da es bekannt ist, dass in derselben Wasserschicht fast nur gleich große Fische schwimmen, die als Nahrung ihresgleichen gar nicht in Betracht kommen, weil die größeren Fische, welche die kleineren verfolgen, gewöhnlich auch tiefer schwimmen und dadurch ihre Beute immer unter einem ziemlich großen Winkel sehen.

Neben diesen Sehverhältnissen der Fische ist ein zweites wichtiges Moment die Beleuchtung des Wassers.

Für die Beleuchtung des Wassers kommen nur die in das Wasser eingedrungenen Sonnenstrahlen in Betracht, deren Zahl von der Größe des Einfallswinkels abhängig ist. Von den senkrecht auf die Wasseroberfläche fallenden Strahlen werden nur 18 von 1000 wieder in der Luft reflektiert, alle übrigen dagegen dringen in das Wasser ein. Wenn aber die gleiche Strahlenmenge unter einem Winkel von 40° die Wasseroberfläche erreicht, dann werden 22 von 1000 wieder reflektiert. Die Zahl wächst von 65 auf 1000 bei einem Einfallswinkel von 60°, bei 80° dagegen erreicht sie schon 333. von 1000[1]). — Die Stärke der Beleuchtung wird aber auch durch die Wölbungen, die die immer etwas unruhige Wasseroberfläche aufweist, und die als konvexe Linsen wirken, erhöht (Forel)[2]). Die Tiefe, die das in das Wasser eingedrungene Licht erreicht, ist auch verschieden und hängt von der Klarheit des Wassers ab. Forel hat gefunden, dass das Wasser der Seen stets größere Mengen von suspendierten Partikelchen enthält und infolgedessen nicht so durchsichtig als das Meereswasser ist. In dem Genfersee z. B. ist die Sehgrenze durchschnittlich 6,6 m während des Sommers und 12 m während des Winters (bei diesen Zahlen ist der Sonnenstand außer acht gelassen). Die im Jahre 1866 von Secchi gemachten Beobachtungen stellen die Sehgrenze im Mittelmeere auf 35,5 m bis 42,5 m fest, und de Pourtalès findet diese Grenze in dem Atlantischen Ozean 50 m tief liegen[3]). Von den angeführten Sehgrenzen nach der Tiefe zu nimmt die Beleuchtung des Wassers allmählich ab, um schließlich in volle Dunkelheit überzugehen. Diese Grenze, bei welcher also nicht einmal mehr die photographische Platte das Licht wahrnehmen kann, liegt im Genfersee 150 m tief. Die Wasserschichten aber, in welchen sich gewöhnlich die Fische aufhalten, liegen in der Nähe der Wasseroberfläche.

Aus allen diesen Angaben geht deutlich hervor, dass die Beleuchtung des Wassers sehr stark ist. Für das Aussehen aber, welches die Oberfläche des Wassers dem Fische bietet, ist nicht das eingedrungene Licht als solches maßgebend, sondern der Teil desselben, welcher nach aufwärts, durch die in dem Wasser suspendierten Partikelchen, reflektiert wird. Alle Strahlen, die dabei die Wasseroberfläche unter einem Winkel, bei dem die Erscheinung der Totalreflexion auftritt (dieser Winkel beträgt 48°, oder wenn man den Salzgehalt des Wassers berücksichtigt — 45°—48°, er-

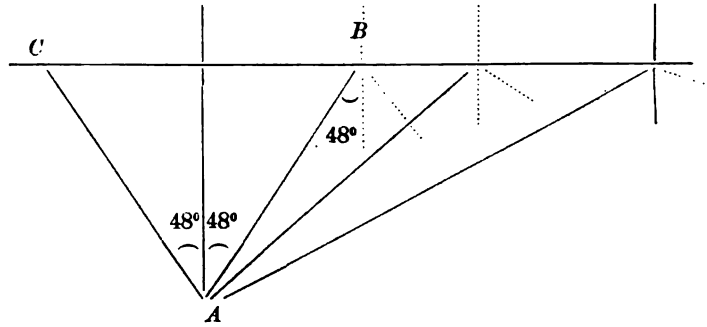
1) Müller, Lehrbuch der Physik.

2) Forel — Le lac Léman.

3) Obgleich wegen der verschiedenen Versuchsanordnung die Zahlen von Forel, Secchi und de Pourtalès nicht ganz präzis vergleichbar sind, so lassen sie doch die größere Durchsichtigkeit des Meeres zur Genüge hervortreten.

reichen, werden durch die letztere ins Innere des Wassers wiedergespiegelt, wodurch die Wasseroberfläche matt silberglänzend erscheinen wird.

Die oben erwähnten Sehverhältnisse der Fische bringen es mit sich, dass der Fisch die Wasseroberfläche gewöhnlich unter einem



Winkel sieht, bei dem die Erscheinung der Totalreflexion auftritt (die Fälle dagegen, wo die Lichtstrahlen in dem Kegel *ABC* hineinfallen, werden ziemlich selten sein, und dann wird der Fisch eine stark beleuchtete Oberfläche sehen)[1]), folglich sieht er auch die Wasseroberfläche vorwiegend mehr oder minder silberglänzend. Unter dem gleichen Winkel wird er aber auch den silberglänzend gefärbten Bauch seiner Beute sehen: der silberglänzend gefärbte untere Teil des Fischkörpers wird sich auf eine gleich silberglänzend erscheinende Wasseroberfläche projizieren, wird, sozusagen, mit dieser silberglänzenden Oberfläche zusammenfließen, und unter Umständen nicht sichtbar sein.

Jene Fische, welche die Färbung am vollkommensten aufweisen, haben die größte Möglichkeit, den Augen des Verfolgers zu entgehen, — die Färbung fällt auf diese Weise unter die Wirkung der natürlichen Zuchtwahl, wird mehr und mehr vervollkommnet und kommt schließlich zu ihrem jetzigen Zustand. — Die im großen ganzen ähnlichen Lebensbedingungen der Fische erklären andererseits die weite Verbreitung und die Konstanz der silberglänzenden Färbung. Nichts ist natürlicher als das Auftreten von gleichen Veränderungen bei verschiedenen Individuen, die unter gleichen Existenzbedingungen leben, und nichts ist einheitlicher, als diese Existenzbedingungen in der Klasse der Fische: alle leben in dem Wasser und alle haben als Hauptfeinde wieder Fische, — zwei Ursachen, welche überall und immer denselben schon geschilderten Zusammenhang aufweisen werden.

1) Von hier ausgehend hat man versucht, die hellere Bauchfärbung der Fische zu erklären.

Wenn wir aus der verschiedenen Durchsichtigkeit des Meer- und Seewassers hervorgehenden Schlüsse ziehen, und sie im Zusammenhang mit der schon gemachten Erklärung für die Ursachen der silberglänzenden Fischfärbung bringen wollen, werden wir die folgenden Schwankungen in der silberglänzenden Färbung zu erwarten haben:

1. Alle in der Nähe der Wasseroberfläche schwimmenden, ein pelagisches Leben führenden Fische müssen einen stark silberglänzenden Bauch haben;

2. mehr in der Tiefe schwimmende Fische werden bläulich-silberglänzend sein müssen, weil mit der Tiefe die Erscheinung der Totalreflexion an Deutlichkeit abnimmt;

3. Fische, welche an der Sehgrenze leben, werden die starke Differenzierung zwischen Bauch- und Rückenfärbung nicht aufweisen;

4. die in den Meerestiefen lebenden Fische werden eine gleichmäßige Färbung haben, weil die nötigen Bedingungen, welche die Verteilung der silberglänzenden Färbung bewirkt haben, dort gänzlich fehlen;

5. die in trübem Wasser, in Teichen und in Flüssen mit schlammigem Boden lebenden Fische weisen einen gelblichen Schimmer in der Färbung auf, weil in allen diesen Fällen bei der Totalreflexion die mattsilberglänzende Wasseroberfläche durch einen gelblichen Schleier gedämpft wird. Diese gelbliche Schattierung muss mit der Trübung des Wassers zunehmen;

6. die ein Nachtleben führenden Fische, welche mit Vorliebe im schlammigen Boden, in Löchern, unter Ästen, Steinen u. s. w. versteckt bleiben, müssen die silberglänzende Färbung entbehren, weil die dazu nötigen Bedingungen fehlen;

7. die zwischen Wasserpflanzen, Algen und zwischen den Korallenriffen lebenden Fische haben die Färbung des umgebenden Mediums angenommen. In allen diesen Fällen sind die Erscheinungen der Mimikry und der sympathischen Färbung als nützlicher für das Individuum wirksam geworden;

9. die verschiedenen Gattungen ein und derselben Familie und die verschiedenen Arten ein und derselben Gattung müssen im Zusammenhang mit der verschiedenen Klarheit des Wassers, in welchem sie leben, auch eine Verschiedenheit in der Stärke der silberglänzenden Färbung aufweisen. Diese Verschiedenheit ist mit Sicherheit zu erwarten, weil die von gemeinsamen Ahnen abstammenden Gattungen ein und derselben Familie, oder die einen gemeinsamen Ursprung habenden Arten ein und derselben Gattung, ungeachtet der Färbung dieser Urform, sich im Laufe der Zeit infolge der durch die verschiedene Wasserklarheit gegebenen Existenzbedingungen auch allmählich in verschiedener Richtung verändert haben müssen, bis schließlich die Färbung dem Grad der

Klarheit des Wassers sich völlig anpasste. Wenn z. B. zwischen den vielen pelagisch lebenden Gattungen einer vorwiegend Meeresfamilie sich auch eine in dem Süßwasser lebende Gattung vorfindet, so muss diese auch eine Verschiedenheit in dem Glanz der Färbung aufweisen; — alle Meeresgattungen dagegen, wenn sie ein ausschließlich pelagisches Leben führen, müssen eine übereinstimmende Färbung haben;

8. wenn ein und dieselbe Art sich an verschiedene Lebensweise angepasst hat, d. i. wenn sie zugleich Vertreter in den Teichen und in den klaren Seen und Flüssen hat, oder, wenn neben den in dem Süßwasser lebenden Individuen sich auch solche vorfinden, die konstant in dem Meer leben, so müssen die veränderten Bedingungen auch verändernd auf die silberglänzende Färbung einwirken: die im trüben Wasser lebenden müssen einen gelblichen Schimmer bekommen und sich dadurch von den rein silberglänzenden, im klaren Wasser schwimmenden, unterscheiden, die Bewohner des Meeres müssen glänzender als die des Süßwassers sein.

Alle diese Fälle von Veränderung in der Färbung im Zusammenhang mit dem Wechsel der Durchsichtigkeit und der Beleuchtung des Wassers müssen, nach der schon entwickelten Auffassung, mit Notwendigkeit auftreten. Sollten die Tatsachen in der Natur einer dieser Konsequenzen widersprechen, so würde sich die Erklärung als unzureichend erweisen. Darum werde ich einen kurzen Überblick über die Färbung der Fische geben und gleichzeitig versuchen, die verschiedenen Variationen in der Färbung vom Standpunkt der vertretenen Auffassung aus zu erklären.

Dafür, dass die in der nächsten Nähe der Wasseroberfläche schwimmenden Fische gewöhnlich auch am stärksten silberglänzend sind, ist ein Beweis die große, typisch pelagisch lebende Meeresfamilie der *Clupeidae* mit ihren zahlreichen Gattungen und Arten. — Ferner alle Vertreter der Familie *Scomberidae* — d. i.: 1. Unterfamilie *Scomberini* mit Gattung *Scomber*, *Auxius*, *Thynus* und *Pelamys*; 2. Unterfamilie *Carangini* mit Gattung *Trachurus*. *Caranx*; 3. Unterfamilie *Centronotini* mit Gattung *Naucrates*, *Lichia*, *Seriola*, *Temnodon* etc. etc. — Hier sind auch die Fische der Gattung *Alburnus*, *Corregonus* u. s. w. zu erwähnen.

Als Vertreter der in dem klaren Süßwasser lebenden und in der Nähe der Wasseroberfläche schwimmenden Fische kann die Gattung *Gasterosteus* mit ihren zahlreichen Arten: *G. laevis*, *G. aculeatus*, *G. leiurus* u. s. w. angeführt werden. Alle sind stark silberglänzend.

Die in tieferen Schichten des klaren Wassers schwimmende *Lucioperca sandra* ist auch silberglänzend, aber die Farbe ist bläulich angehaucht, — eine Färbung, welche jetzt vollkommen verständlich ist.

Interessant ist aber der Farbenwechsel in der großen Familie der *Salmonidae*, von der ich nur zwei Arten anführen werde, welche die Hauptmerkmale der Familie in sich zusammenfassen: *Salmo fario* weist fast keine Differenzierung in der Bauch- und Rückenfärbung auf. Der Fisch ist rötlich-braun gefärbt — lebt vorwiegend zwischen Gräsern, Wurzeln, Baumästen und unter Steinen versteckt —, manche halten ihn sogar für einen vorwiegend Nachtleben führenden Fisch. Die für das Auftreten einer starken Differenzierung in der Bauch- und Rückenfärbung nötigen Bedingungen konnten bei dieser Lebensweise nicht vorhanden sein. Der derselben Gattung angehörende und im Meer pelagisch lebende *Salmo salar* hat einen silberglänzenden Bauch. Diese beiden angeführten Beispiele zeigen uns zwei von gemeinsamen Ahnen stammende und in verschiedenen Lebensbedingungen gekommene Tiere, welche eine beträchtliche Differenz in der Färbung aufweisen, die in vollkommenster Übereinstimmung mit den Erwartungen der gemachten Annahme steht.

Haben die zwei einer und derselben Gattung angehörenden Arten die gleichen Lebensgewohnheiten, so stimmen sie auch in der Färbung ganz überein. Das letzte ist der Fall, wenn sogar die betreffenden Arten in ganz verschiedenen Medien leben, d. i. wenn die eine Art Süßwasser-, die andere dagegen Meeresbewohner ist. Ein Beispiel dafür sind *Cottus gobio* und *Cottus bubalis*, welche der Familie *Triglidae* angehören. Die beiden Arten haben eine grünlich-graue Färbung: sie halten sich beide mit Vorliebe zwischen Wassergräsern und Algen auf, — die erste Art ist ein Süßwasserbewohner, die zweite dagegen lebt im Meere. — Eine andere Gattung, welche Vertreter sowohl im Süß- wie auch im Meereswasser hat, die in den oberen Wasserschichten schwimmen, ist *Blennius* (Familie *Blenniidae*). — Die *Blennius Rouxi* ist stark silberglänzend und lebt in dem klaren Meereswasser, beim *Blennius cagnotha* dagegen, welcher in nicht besonders klarem Süßwasser lebt, ist in der Bauchfärbung eine gelbliche Nuance vorhanden. Diese Gattung weist darauf hin, wie eng der Zusammenhang zwischen Färbung und Klarheit des Wassers ist, trotzdem, dass die beiden Arten das pelagische Leben beibehalten haben.

Gleiche Verhältnisse haben wir auch in der Familie *Percidae* und hauptsächlich in einer von den drei Unterfamilien: *Percini*, *Serranini*, *Apogonini*. Drei von den vier Gattungen, in welchen die Unterfamilie *Percini* zerfällt, sind See- und Flussbewohner, die vierte Gattung *Labrax* dagegen lebt in dem Meer. Die Süßwassergattung *Perca* mit *P. fluviatilis*; Gattung *Acerina* mit *A. cernua*; die Gattung *Aspro* mit *A. vulgaris* etc. haben eine gelblich- oder gelb-bräunlich gefärbte Bauchseite, da sie ziemlich tief und nicht alle in gleich klarem Wasser schwimmen. Bei den im Meer leben-

den *Labrax lupus* und *L. punctatus* aber ist die Färbung eine weißlich-silberne.

Bevor ich zur Betrachtung der in den Meerestiefen lebenden Fische (die abyssalen Fische) übergehe, möchte ich die Verhältnisse bei der Familie *Gadidae* besprechen. Die zwei ihr angehörenden Unterfamilien: *Gadini* und *Morini* sind ausschließlich Meeresbewohner, führen ein pelagisches Leben und alle, ohne Ausnahme, haben eine stark silberglänzende Bauchseite. Ganz anders liegt dagegen der Fall in der Unterfamilie *Lotini*. — Die Gattung *Lota* hat Vertreter sowohl im Süßwasser wie auch im Meere. Der Süßwasserbewohner *Lota vulgaris* hat eine dunkelgefärbte Unterseite: — lebt hauptsächlich im Wasser mit schlammigen Boden, — ja sogar im Schlamm versteckt. Die im Meer lebenden Spezies *Lota molva* und *Lota elongata*, welche die gleiche Lebensweise wie die im Süßwasser lebende aufweisen, stimmen mit den letzteren auch in der Färbung überein; bei den Meeresbewohnern ist nur eine lichtere Nuance in der Färbung vorwiegend.

Alle Fische, welche in Tiefen von 1000—5000 m leben, weisen keine Differenzierung in der Färbung der Bauch- und Rückenseite auf: fast alle sind vorwiegend gleichmäßig dunkel gefärbt. Warum die hellen Farben bei den Tiefseefischen nicht vertreten sind, ist eine ganz andere Frage. Wichtig ist für uns, dass mit Ausbleiben der Bedingungen, welche die silberglänzende Färbung der Bauchseite hervorrufen, auch die Differenzierung in der Färbung der Bauch- und Rückenseite nicht vorhanden ist.

Bei der Färbung der Tiefseefische sind aber auch Unterschiede zu bemerken, auf die ich kurz hinweisen will. Walter erwähnt bei Besprechung der Tiefseefauna, dass in Tiefen von ungefähr 500 m Fische leben, welche einen lichter gefärbten Bauch mit gelblich-braunen, grünlichen oder violetten Nuancen haben. Diese Tatsache lässt sich in folgender Weise erklären. Die früher von manchen Zoologen vertretene Auffassung, dass der Ursprung der litoralen Fauna in der Tiefseefauna zu suchen sei, ist schon längst gänzlich aufgegeben worden. Nach dieser Auffassung sind die Tiefen des Ozeans als ein enorm großes Laboratorium anzusehen, in welchem die Arten entstehen, um nachher nach der Oberfläche emporzukommen. Heute wird die Tiefseefauna vorwiegend als ein Ableger der litoralen Fauna angesehen, indem allmählich die, durch den Kampf ums Dasein von der Oberfläche nach der Tiefe zu gedrängten Arten sich, im Laufe der Zeit, an die ganz anderen Lebensbedingungen in der Tiefe angepasst haben. Die mehr als 100 m tief lebenden Fische stellen somit ein Übergangsstadium zwischen der litoralen und der abyssalen Fauna dar. Diese Vermutung findet in der schon besprochenen lichteren Färbung des Bauches seine Bestätigung. Die früher in der Nähe der Wasseroberfläche leben-

den Fische, die einen silberglänzenden Bauch besaßen, haben bei dem allmählichen Zurückdringen in die Tiefen auch nach und nach die silberglänzende Färbung eingebüßt, weil die Bedingungen, welche diese Färbung hervorgerufen haben und deren stete Wirkung für ihre Erhaltung unbedingt notwendig ist, mit dem Zunehmen der Tiefe allmählich ausblieben, die Färbung daher an Deutlichkeit verloren hat und nur durch den starken Einfluss der Vererbung sich als letzte Reste in der lichten Bauchfärbung dieser Übergangsfischfauna erhalten hat. — Eine Deutung der Tatsachen in umgekehrtem Sinne ist unmöglich, weil in einer so großen Tiefe die Bedingungen, welche die ersten Spuren von einem lichter gefärbten Bauch hervorrufen können, gänzlich fehlen.

Es bleiben mir nur noch jene Fälle zu erwähnen, wo Individuen einer und derselben Art infolge der verschiedenen Lebensbedingungen eine Variation in der silberglänzenden Färbung aufweisen. In dieser Beziehung ist der Fisch *Lucioperca sandra* anzuführen, der sowohl als ständiger Bewohner des Meeres, wie auch der Flüsse und Seen bekannt ist. Die silberglänzende Färbung der Meeresbewohner tritt bei den Süßwasserbewohnern zugunsten einer mehr oder minder, je nach der Klarheit des Wassers, mattglänzenden oder dunkleren Färbung zurück. Ein anderes Beispiel: die ständig im Meere lebenden Exemplare von *Osmerus eperlanus* sind stark silberglänzend, eine Färbung, die bei den Süßwasserbewohnern einer mehr dunkleren Platz macht. Gleiche Verschiedenheiten weist auch *Thymalus vulgaris* auf: „Die starke silberglänzende Färbung der Bauchseite dieses Fisches ist großen Schwankungen unterworfen: bei den in klarem Wasser lebenden Exemplaren ist sie immer heller als bei Individuen, welche in trübem Wasser sich aufhalten“ (Sabanjeeff — „Die Fische Russlands“). Ähnliche Verhältnisse zwischen Färbung und Klarheit des Wassers erwähnt auch Heckel. Eine Anzahl anderer Fische: — *Salmo salar, Acerina cernua*, etc. etc., weisen die gleichen Schwankungen in der Färbung auf.

Zum Schlusse will ich die Vermutung von Sabanjeeff erwähnen, der annimmt, dass möglicherweise der Wechsel in der Fischfärbung in Zusammenhang mit der Nahrung, mit der Frische des Wassers, mit dem Alter u. s. w. steht. Ohne den Einfluss der verschiedenen chemischen und physikalischen Agentien in Abrede zu stellen und ohne das Mitwirken dieser Ursachen auch bei dem Wechsel der Färbung verkennen zu wollen, möchte ich nur bemerken, dass diese Ursachen nicht die auffallende Verteilung der silberglänzenden Färbung erklären können. Die Beschränkung dieser Färbung hauptsächlich auf die Bauchseite und das gänzliche Fehlen einer umgekehrten Verteilung weisen daraufhin, dass diese Verteilung vorteilhaft für das Individuum gewesen sein muss, und

ich habe versucht, diesen Fall der Farbenverteilung als eine höchst ausgeprägte Schutzfärbung aufzufassen, indem ich gleichzeitig auch die wirkende Ursache, — welche die einmal aufgetretene silberglänzende Färbung bis zu ihrer jetzigen Vervollkommnung gebracht hat, zu erklären suchte.

Die chemischen Ursachen, welche das Auftreten der silberglänzenden Färbung im Organismus verursachen, mögen sehr verschiedenartiger Natur sein. In dieser Beziehung haben die Untersuchungen Mandoul's einen glücklichen Anfang gemacht. Das Ziel dieses Aufsatzes war, die Verteilung und die Variation der so verbreiteten silberglänzenden Färbung in der Fischklasse zu erklären. Wir haben gesehen, dass die Rolle, welche die natürliche Zuchtwahl bei dieser Verteilung gespielt hat, unverkennbar ist. —

Die Pygmäenfrage und die Deszendenz des Menschen.

Von Dr. Richard Weinberg, Dorpat.

Bei der speziellen Ausarbeitung eines größeren Beobachtungsmaterials über die Variationen der Körpergröße, der unteren und oberen Grenze des Wuchses lebender Individuen, sowie der Volumverhältnisse des Schädelinnenraumes fand sich eine Veranlassung, die Frage nach der Entstehung und Bedeutung des sogen. Zwergwuchses unter normalen und pathologischen Bedingungen eingehender zu verfolgen.

Eine nähere Bekanntschaft mit dem gegenwärtigen Zustande der Angelegenheit ergab, außer mehreren Bänden von Notizen geographischen, historischen, pathologischen und zoologischen Inhalts, die bestimmte Einsicht, dass es sich hier um eine Reihe zum Teil außerordentlich verwickelter Verhältnisse handelt, die noch für längere Zeit einer endgültigen allgemein-biologischen Auffassung entzogen bleiben dürften.

Die folgenden Zeilen sind zunächst bestimmt, auf Grund jener Vorstudien die wichtigsten Gesichtspunkte, die in neuester Zeit von der Diskussion in Betracht gezogen würden, kurz zusammenzufassen, soweit sie ein allgemein-naturgeschichtliches Interesse haben. Im Anschluss daran können sodann einige in der bisherigen Behandlung der Frage übergangene Sätze ihre Erörterung finden mit der Absicht, die Vorstellung von Inhalt und Umfang des Gegenstandes zu erweitern.

Im allgemeinen zerfällt der Gegenstand in mehrere Abschnitte, die eine besondere Betrachtung verdienen, nämlich:

1. Zwergwuchs als Variation unter gewöhnlichen Bedingungen der Körperentwickelung;

2. Zurückbleiben des Wuchses unter pathologischen Verhältnissen, als Folge von Störungen der embryonalen Anlage oder der postembryonalen Ausbildung; endlich

3. Zwergwuchs als gemeinsames Kennzeichen größerer geschlossener Gruppen, Arten und Rassen, welcher Zustand allein dem Begriffe der Pygmäen oder Rassenzwerge entspricht.

Ein allgemein-biologisches Interesse beanspruchen hier zunächst die unter 1 und 3 bezeichneten Zustände, da sie wegen ihrer eventuellen Beziehungen zu den Vererbungs- und Abstammungsfragen in neuerer Zeit ein Gegenstand aufmerksamer Studien waren.

Über sogen. pathologischen Zwergwuchs („Kümmerzwerge", Liliputs) liegt bereits eine nicht unansehnliche Kasuistik vor, die unter anderem bezeugt, dass die Erscheinung in einzelnen Fällen erblich übertragen wird und mit Ausbildung einer Reihe degenerativer Zustände einherzugehen pflegt. Die Körpergröße der Kümmerzwerge liegt dabei in der Regel vollkommen außerhalb der normalen Variationsbreite, wie wir dies jetzt namentlich auf Grund der anthropometrischen Massenerhebungen in Amerika, Deutschland, Russland mit Sicherheit feststellen können.

Unter vorläufiger Umgehung dieser Gruppe von Zwergen, die in der Kritik noch Erwähnung finden werden, wendet sich die Darstellung unmittelbar zu der biologisch bemerkenswertesten Erscheinung der menschlichen Zwergspezies oder Rassenzwerge, jener πυγμαῖοι des Homer, über die schon dem Sänger der Odyssee, ebenso wie dem Hesiodos, dem Aristoteles, wie wir sehen werden, authentische Nachrichten zuflossen, während die spätere Geschichte bis an die 70er Jahre — Schweinfurth's erste Entdeckungen — nur von ausschweifender Phantasie und skeptischem Misstrauen gegenüber dem Vorkommen zwerghafter Menschenstämme durchdrungen war.

I.

Man müsste es einmal versuchen, eine von anatomischen Merkmalen ausgehende Gruppierung der Pygmäen durchzuführen, falls die Tatsachen dazu hinreichen werden. Die Ansicht, dass die Pygmäen der Hauptsache nach nur eine verkleinerte Ausgabe ihrer großwüchsigen Umgebungen darstellen, erweist sich schon für eine oberflächliche Betrachtung in mehreren Beziehungen als mangelhaft und schematisch. Hier können wir jedoch, da es auf eine allgemeine Übersicht zunächst ankommt, einer zoologischen Klassifikation noch entraten und uns mit einer Zusammenfassung der geographischen Verteilung lebender Pygmäen begnügen[1]).

Obenan steht natürlich der afrikanische Kontinent, als in jeder Beziehung klassisches Verbreitungszentrum echter Pygmäenvölker.

a) Zentralafrikanische Pygmäen. Im Kongobassin finden wir

1) Die hier gegebene allgemeine Übersicht der Pygmäenverbreitung geht absichtlich nicht ins Einzelne. Eine fast vollständige Zusammenstellung der älteren Literatur mit kartographischer Aufzeichnung der Pygmäenvölker findet man in einem der Bände der Zeitschrift der Geographischen Gesellschaft zu Berlin.

die Akka im Stamme der Monbuttu, über die bekanntlich Schweinfurth die ersten Nachrichten brachte; etwas südlicher von ihnen am Ituriſluss die Atchua, denen sich hart am Äquator die Watwa Stanley's anschließen; es folgen im Bereiche der südlichen Nebenflüsse des Kongo die Batua von François und Wolf, sowie die Zuata-Chitu von Schütt, die vielleicht zum Teil mit Wolf's Batua identisch sind.

b) Südafrikanische Pygmäen. Es handelt sich hier im wesentlichen um die gegenwärtig dem Herzen Südafrikas angehörenden Buschmänner zwischen 18—27° SB. und 20—24° ÖL. Gr. Etwas nördlicher, um den 15. Breitengrad liegt das Gebiet der Mucassequere von Serpa Pinto.

c) Ostafrikanische Pygmäen sind nur als spärliche Stämme bekannt: Waberiquimos am Kilimandscharo, ferner einige Gruppen am Nordrande des Viktoriasees (Felkins und Wilson), am Äquator die Watúa, an den Nilquellen die Doko. Auch Madagaskar soll (Bougainville) Pygmäenvölker führen (Quimos).

d) Westafrikanische Pygmäen. Als solche sind aus Loango zu nennen die durch Lenz und Du-Chaillu bekannt gewordenen Dongo, Obongo und Bakke-Bakke, sowie die auffallend kleinen Bojaeli, sämtlich von der Kongomündung bis etwa in die Ozowegegend verbreitet.

Asien erscheint reich an Zwergvölkern. Vorderindien hat im Osten die Kaders, Mulcers und Kanikars (Jagor), im Nordosten die Putuas, Djangals, Juangas, im Süden die Vedas und Naya-Kurumbas von Jagor. Ceylons Weddas kennen wir jetzt durch Sarasin's Monographie als Subpygmäen. Malakka führt die Orang-Semang und die Orang-Sakai, zu denen Miclucho-Maclay vorgedrungen sein soll; Celebes die Toradjas und Toalos (Sarasin). Java die Tengeressen (Kohlbrugge), Borneo die Utu-njar (Nieuwenhuis); Sumatra die Alas und Gajos u. s. w. Von den Andamanen her kennt man den Stamm der Myncopies, die Aka-Kedes, Bojingijis, Aka-Jawais. Auch die Negritos der philippinischen Inseln werden noch zu den Pygmäen gezählt.

Lässt man die Grenze des Zwergwuchses etwas höher, bis in die Gegend von 160 cm hinaufrücken, dann würden in Asien noch die Ainu und Japaner hinzuzurechnen sein[1]), ebenso eine Reihe von Stämmen in Indien (Chama, Kuki, Murong), ferner die Malaien, deren durchschnittliche Körperhöhe mit 160 cm angegeben wird.

In Neu-Guinea rückt das Vorkommen von echten Pygmäen mit wenig über 140 cm Körpergröße neuerdings in das Bereich der Wahrscheinlichkeit[2]).

1) In Europa würden demnach die Lappländer hierher gehören.

2) K. Weule, Zwergvölker in Neu-Guinea. Globus 1903. Bd. LXXXII. Nr. 16, S. 247 u. Polit.-anthropol. Revue 1902, Nr. 9.

Ob in Amerika geschlossene Stämme echter Pygmäen vorkommen, unterliegt noch der Diskussion. Die mittlere Körpergröße der Peruaner soll übrigens 160 cm nicht überragen (d'Orbigny). Auch unter den Botokuden sollen hin und wieder Pygmäen angetroffen worden sein (Ehrenreich); ebenso auffallend kleine Knochen im La Platagebiet (Ten-Kate); in anderen Gegenden waren Nanocephale ungewöhnlich reichlich vertreten[1]). Aber im ganzen scheint es sich auf dem amerikanischen Kontinente eher um eine sporadische Verbreitung pygmäenhafter Wuchsverhältnisse zu handeln.

Man gewinnt bei der Lektüre der Pygmäenliteratur, insbesondere der älteren Berichte entschieden den Eindruck, dass die Maßangaben, sofern sie für gesunde, erwachsene Individuen gelten sollen, mit einer gewissen Kritik aufzunehmen sind. Immerhin hat es den Anschein, dass der Sitz der kleinsten Pygmäen, mit einer Körpergröße von 120—130—140 cm, also der echten homerischen „Fäustlinge" auf afrikanischem Boden zu suchen sein möchte. Dass unter den Batua, einer allgemeinen Angabe zufolge, Individuen von nur 90 cm Höhe vorkommen sollen, ist vorläufig eben nur eine Angabe. Asiens Pygmäen gehen durchweg über 140 cm Standhöhe.

II.

Sergi hat, soweit bekannt, zuerst die Behauptung aufgestellt, dass es in Europa und seinen südlichen Halbinseln eine typische Pygmäenbevölkerung gibt, die nicht auf Eigenvariation der dort vorhandenen Stämme beruht, sondern durch Invasion echter Zwergrassen aus Afrika entstanden und durch Vererbung sich inmitten der großgewachsenen Elemente erhalten und befestigt hat. In ganz Westeuropa, in Südrussland, in Italien, besonders aber in Sardinien und Sizilien konnte er eine, wie es ihm schien, bedeutende Anzahl kleiner Schädel mit einem Kubikinhalt unter 1300 („Elattocephalie") und unter 1150 („Mikrocephalie") nachweisen. Er ging dabei von der Überzeugung aus, dass solche Nanocephalie gleich den übrigen erblichen Eigenschaften des Gehirnschädels ein ebenso untrügliches Anzeichen von Zwergwuchs darstellt, wie das Maß der Körperhöhe. Was übrigens diese letztere betrifft, stützte sich Sergi zur weiteren Begründung seiner Theorie zugleich auf die Beobachtung, dass die Zahl der Kleinwüchsigen (unter 145 cm) sich namentlich in Süditalien und seinen Inseln als recht bedeutend (mehr als $1^1/_2\,\%$ der Wehrpflichtigen), herausstellte, während fast

1) J. Ranke, Abhandl. Bayr. Akad. Wiss. 1900, II. Kl., Bd. XX, Abt. III, S. 631. Über altperuanische Schädel von Ancon und Pachacaniác, gesammelt von J. K. H. Prinzessin Therese von Bayern. Unter 20 ♀ und 10 ♂ Peruanerschädeln gab es je 7 mit einer Kapazität von 1050—1200. — Virchow fand Nanocephale unter alten nicht deformierten Peruanerschädeln sehr häufig, unter mehreren Hunderten, die er untersuchte, drei zu 1060, 1100 und 1192 ccm Inhalt.

volle 15% wegen Mindermaß (unter 156) militärische Untauglichkeit bewiesen (Mantia, Sergi, Niceforo).

Die Hypothese, die daraufhin aufgebaut wurde, lautete in dem Sinne, dass mindestens im Osten des europäischen Kontinents, sowie in den Umgebungen des Mittelmeerbeckens eine pygmäenhafte Bevölkerung bestanden haben muss, als deren direkte Nachkommen wir die noch jetzt dort verbreiteten Zwerge anzusehen haben[2]).

Es ist leicht einzusehen, dass wir es hier mit einer recht weitgehenden Hypothese zu tun haben.

Denn was tatsächlich feststand, war gewiss nicht mehr, als das Vorhandensein einer Anzahl Minderwüchsiger innerhalb der gegenwärtigen Bevölkerungen eines Teiles der alten Welt. Es handelte sich also zunächst um eine Darstellung des Vorkommens bestimmter Größenvariationen. Auch die nanocephalen Schädelfunde, die Sergi aufführt, rührten ja aus Perioden her, die nicht allzutief in das Mittelalter zurückreichten, so vor allem die aus den alten Kurgangräbern Moskowitiens.

War die Hypothese haltbar, dann durfte man den Nachweis erwarten, dass auch in früher, vorgeschichtlicher Zeit kleine Menschenvarietäten eine Verbreitung hatten.

Dieser Beweis wurde in der Tat geliefert. Man fand pygmäenhafte Skelette von unter 160 cm berechneter Körperlänge, von 150, ja von 140 und 130 cm in einer ganzen Reihe prähistorischer Stätten Europas, hin und wieder in Gemeinschaft großgewachsener Menschen. Die berühmte neolithische Grotte von Schweizersbild war besonders ergiebig an Pygmäen[1]); weitere Funde flossen aus Frankreich, zuletzt auch aus Schlesien. Recht auffallend und bedeutsam erschien der Nachweis ungewöhnlich kleiner Skelette in diluvialen Schichten (Umgebung von Nizza, Verneau). Zu den winzigsten Pygmäen, schätzungsweise (nach den Röhrenknochen) bis auf 1 m hinab, die aus vorhistorischer Zeit genannt werden, gehören die aus Schweizerischen Fundstätten herrührenden (Nuesch, Kollmann). Auch in Egisheim im Elsaß, sowie in Worms am Rhein sollen ähnliche Knochenreste, die auf Körperlängen bis zu 120 cm hinab deuteten, vorgekommen sein (Thilenius).

In Oberägypten dürfte die Zahl der Pygmäen um die Zeit

---

1) Giuseppe Sergi, Varietà umane microcefaliche e pigmei di Europa. Bollet. Real. Accadem. Medic. Roma 1893. XIX. p. 11 (fasc. 2).

2) J. Kollmann, Der Mensch von Schweizersbild, in Nuesch: Das Schweizersbild, eine Niederlassung aus paläolithischer und neolithischer Zeit. Denkschriften d. Schweizer. Naturforsch. Gesellsch. 1895, Bd. XXXV, und: Die in der Höhle von Dachsenbüel gefundenen Skelettreste. Denkschr. Schweizer. Naturforsch. Gesellsch. 1903. — Vorher erschien: J. Kollmann, Das Schweizersbild bei Schaffhausen und Pygmäen in Europa. Zeitschr. f. Ethnologie 1894.

zwischen 4 und 6 Jahrtausend vor Christus enorm groß gewesen sein, wenn es zutrifft, dass in den der dortigen Stein- und Metallepoche angehörenden Grabstätten um Abydos herum, über die Flinders Petrie und Mac Iver berichten, etwa 20% Pygmäen angetroffen wurden[1]).

Es versteht sich von selbst, dass es auf Millimetergenauigkeit hier nicht ankommen kann, ganz abgesehen davon, dass die Längenbeziehungen zwischen Extremitätenskelett und Wirbelsäule und Kopf nach Individualität, Rasse u. s. w. nicht unbeträchtlichen Variationen unterliegen. Auch ist das Geschlecht, sowie das Alter der Skelettstücke, um die es sich in diesen Fällen handelte, bei den Schätzungen mit in die Berechnung gezogen worden. Pathologischer Zwergwuchs schien nicht vorzuliegen. (Schluss folgt.)

R. F. Fuchs. Physiologisches Praktikum für Mediziner.

Wiesbaden, J. F. Bergmann 1906. XV u. 261 Seiten. 93 Abbildungen.

Das vorliegende Werk ist als ein Leitfaden für den praktischen Gebrauch bei der Anstellung der physikalisch-physiologischen Versuche gedacht, deren Ausführung heute den Medizinstudierenden obliegt; das Werk soll seine Ergänzung nach der Seite der chemisch-physiologischen Methodik demnächst in einem ähnlichen Werk von O. Schulz finden.

Dem Zweck entsprechend, als ein Arbeitsbuch zu dienen, wird in dem Werk eine größere Anzahl von Experimenten eingehend und gut verständlich beschrieben und die Ausführung der Versuche durch reichliche und vortreffliche Illustrationen erleichtert. Die Auswahl der geschilderten Versuche ist natürlich bis zu einem bestimmten Grade von vornherein gegeben; gewisse Experimente aus der Physiologie des Kreislaufs, der Atmung, der Bewegung bieten sich von selbst. Über diese Grenze hinaus wird eher der individuelle Geschmack zu entscheiden haben.

Das Ziel der physiologischen Praktika kann heute ja wohl wesentlich darin gesucht werden, dass die Mediziner sich erstens einige Phänomene, welche allgemein die lebenden Wesen kennzeichnen, wie etwa die Phänomene der Reizbarkeit, der Ermüdbarkeit, der Arbeitsfähigkeit, gut einprägen, und dass sie zweitens bestimmte Symptome des normalen Lebens, welche dem Arzt zur Abgrenzung gegen das Pathologische stets gegenwärtig sein müssen, so gründlich wie möglich kennen lernen und sich auf ihre Feststellung mit gewissen Apparaten einüben; zu diesen Symptomen gehören etwa die Zahl der Blutkörperchen, die Eigenart der Nervenerregbarkeit mit dem konstanten Strom, der Krümmungsradius der Hornhaut. Dieses Ziel ist natürlich von den Studierenden nur durch Überwindung mancher technischen Schwierigkeiten zu erreichen.

---

1) D. R. Mac Iver, The earliest inhibitants of Abydos. Oxford 1901.

Ich betrachte es deshalb als eine der wichtigsten Aufgaben des Kursleiters, die Technik der einzelnen Aufgaben so einfach als möglich zu gestalten, ohne die Klarheit der Versuchsresultate zu beeinträchtigen. Die oft eingeräumten Übertreibungen, deren sich viele Anatomen im Präpariersaal durch die Forderung einer minutiösen Präparierweise und der Darstellung von allerhand Finessen schuldig machen, müssen die Physiologen davor warnen, aus den Medizinstudierenden, für welche die Physiologie bis zu einem gewissen Grade doch nur propädeutisches Fach ist, geschulte Experimentatoren machen zu wollen.

Betrachtet man unter diesen Gesichtspunkten die Auswahl der von Fuchs dargestellten Versuche, so ist nach meiner Ansicht dieselbe im wesentlichen als wohl gelungen anzusehen; jeder Mediziner wird sich des Buches mit großem Nutzen bedienen, und jeder Kursleiter wird auf ihm fußen können. Deshalb bitte ich in einigen kritischen Bemerkungen, welche ich hinzufüge, auch nicht eine Schmälerung der wertvollen Leistung des Autors zu erblicken, sondern nur einen kleinen Beitrag zu den Erfahrungen, welche augenblicklich noch alle Physiologen in Deutschland bei den erst vor einigen Jahren allgemein eingeführten Praktika sammeln. 1. überwiegen nach meiner Meinung die technischen Schwierigkeiten bei der als Aufgabe vorgeschlagenen Freilegung des Säugerherzens oder des Halssympaticus, bei der Messung der Blutgeschwindigkeit, beim Studium des Bell'schen Satzes, der Rindenzentren- und Bogengangsfunktion viel zu sehr, als dass es vorteilhaft erscheinen kann, die Studierenden auf diese Experimente einzuüben. 2. scheint es mir als überschritten Versuche wie Nr. 7: „Wirkung von Harnstoff und Borsäure auf die Froschblutkörperchen", oder wie Nr. 46: „Reizung des Muskels durch Ammoniakdämpfe" die einem Mediziner-Praktikum zu ziehenden Grenzen. 3. meine ich, dass gegen einen Versuch, wie Nr. 68: „Extirpation des Großhirns der Taube", nicht bloß die technische Schwierigkeit spricht, sondern vor allem auch der Umstand, dass hier nur eine Tage bis Wochen andauernde Beobachtung des operierten Tieres die volle Belehrung geben kann. Als Ergänzung kämen dafür bei einer späteren Neubearbeitung des Werkes vielleicht u. a. noch in Frage: die Bestimmung des osmotischen Druckes organischer Flüssigkeiten mit Hilfe der Gefriermethode und die Bestimmung ihrer Leitfähigkeit, die Bestimmung der Viskosität einer Flüssigkeit, die Bestimmung der Arbeit für den Flüssigkeitsdurchfluss durch Rohre, die Beobachtung der Ermüdung am Ergographen, Versuche über Farbenmischung, der Nachweis der Eigentümlichkeiten des Dämmerungsapparates. Ich wiederhole aber, dass gegenüber den großen Vorzügen, welche die vom Autor getroffene Auswahl ebenso wie die Art seiner Darstellung bieten, diesen Ausstellungen keine erhebliche Bedeutung zuerkannt werden darf.

R. Höber (Zürich).

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVI. Bd. **15. Mai 1906.** **№ 10.**

Inhalt: **Morgan**, Are the Germ-Cells of Mendelian Hybrids "Pure"? — **Fuchs**, Wilhelm Roux, Die Entwickelungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. — **Weinberg**, Die Pygmäenfrage und die Deszendenz des Menschen (Schluss). — **Zacharias**, Annales de Biologie lacustre, publiés sous la direction du Prof. Dr. Rousseau.

Are the Germ-Cells of Mendelian Hybrids "Pure"?

T. H. Morgan.

In a recent article (Science XXII 1905) I have questioned the generally accepted view of the purity of the germ-cells in Mendelian hybrids, and have pointed out how the results can be interpreted in another way, that seems to be more in accord with established facts. Mendel showed that his results could be explained by assuming that two kinds of germ-cells are formed in hybrids. He also assumed that these germ-cells are pure in regard to any one of two contrasted characters. The idea that there must be two kinds of germ-cells to account for the Mendelian proportion has lead to the acceptance of Mendel's suggestion that these two kinds must be pure in regard to the characters in question, and so convinced of this latter interpretation do some modern exponents of Mendelism seem to be, that they ignore, or put to one side, certain well established facts that are not in harmony with the assumption, of "pure" germ-cells.

The most important fact that can not be interpreted on the assumption of pure germ-cells is found in the heredity of extracted recessives. These have been shown to possess in a latent condition the contrasted qualities of one grandparent, as well as the

dominating characters of the other. For instance, an albino mouse crossed with a gray gives gray young. These inbred give some grays and some whites. The latter (the extracted recessives) contain gray "blood", which can be demonstrated by crossing them with black mice, when gray offspring will be produced. Now, on the generally accepted view, the extracted recessive, the white in this case, has been formed by the union of a pure, white-bearing spermatozoon with a pure, white-bearing egg, but this interpretation obviously fails to account for the appearance of the gray color when the extracted white mouse is crossed with a black. As a matter of fact it has been recognized in recent years by several investigators that the extracted recessives do carry the characters of both grandparents, although the dominant character has been supressed in such a way that it usually does not appear as long as the extracted recessives are inbred, but reappears when the extracted recessives are crossed with mice of other colors. My contention is, that, if this is the case, the germ-cells of the hybrid are not pure, and that if the extracted recessives are impure, the extracted dominants by parity of reasoning are also impure in the same sense. I have suggested how we can account for the Mendelian proportion by another assumption, namely, by that of alternating dominance and latency of the contrasted characters in the germ-cells of the hybrid.

My object in writing this second paper is, first, to clear up a point in regard to the extracted dominant which is insufficiently developed in my former paper, although fully implied in the formulae there given, and, in the second place, to point out certain possibilities for further work, that are not apparent, on the current Mendelian assumptions. Lastly the condition of Cuénot's yellow mice must be given further consideration.

Let me recall the main point in my former paper in regard to the two kinds of germ-cells of the hybrid. If we obtain a hybrid by crossing a white, W, and a gray, G, mouse, all of its cells will contain both the white and the gray characters; the latter dominating the former. Whether these characters are represented in the chromosomes of the cells, or in the protoplasm is immaterial for the present point of view. The germ-cells of the hybrid will contain, at first, these two sets of contrasted characters, but at some time in their history, one of the two contrasted characters becomes dominant, the other becoms latent. These germ-cells may be represented by the formulae G (W) and (G) W, indicating that in the one case the white, (W), and in the other the gray, (G), character has become latent. If some mechanism exists in the egg by which equal proportions of these two kinds of germ-cells are formed, the Mendelian proportion will

be given, as explained more fully below. A cell division would seem to be the simplest form of such a mechanism, but it is not necessary to assume that the formation of the alternating dominance takes place in this way, and the question may be profitably left open for the present.

When the two kinds of sperm-cells meet the two kind of egg-cells three kinds of individuals will result in the proportion of 1:2:1; thus:

G(W)	(G)W
G(W)	(G)W

1, G(W) + 2, G(W) (G)W + 1, (G)W.

In this formula G(W) is the extracted dominant, with white in the latent condition; (G)W is the extracted recessive with gray latent; and G(W) (G)W is the dominant recessive; in which the white is recessive or free, and in a different relation to the gray than in the other cases. It is, in fact, in the same relation as in the first hybrid, GW, formed by crossing directly a gray and a white mouse. Therefore this midle group gives the same result as does the hybrid of the first generation.

The different relation of the gray and white in the middle group is owing to the way in which it has been formed, viz., by he union of the two germ-cells G(W) and (G)W in each of which a different character, W or G, is in the "free" condition, hence in the next generation these two characters alternately dominate and become latent.

It may be claimed for my idea that it explains as well as does the ordinary view the Mendelian proportion; second, that it accounts for the presence in the extracted recessive of latent characters; third, that it puts the extracted dominant and the extracted recessive on the same footing; and fourth, that it shows why the middle term of the Mendelian equation gives a different result from the end terms.

In the next place I should like to point out a theoretical possibility regarding the extracted dominants and the extracted recessives. What should we expect to happen if an extracted dominant, G(W), is crossed again with a pure white (if such really exist)? The hybrid will be gray as has been shown, but it will be a gray, according to my hypothesis, formed by the union of G(W) and W, i. e. it will be G(W)W. Will the additional white produce an effect on the gray color, and if not in one generation can the influence be increased by repeating the process with other extracted dominants in subsequent generations? Perhaps the problem could be better tested for two colors not so strongly opposed as gray and white. Gray and black, or gray and chocolate might give better results. In the literature there are, in fact,

cases recorded, where the pure dominants are not pure, but show traces of the recessive character. This is paraticularly the case for poultry, as shown by the results of Bateson, Hurst, and Davenport. We can see how cases of this sort may shade off into cases of blended inheritance, so that it may become extremly difficult in practice to pick out the three Mendelian types. In fact, on my view that neither of the two extracted forms are really pure, the results depend largely on the relative strengths of the two contrasted characters, and the Mendelian cases do not in principle differ from cases of blended inheritance, except in so far as the contrast is more or less sharp. On general grounds this seems to me to be a distinct advantage in favour of my view. On the current view of pure gametes there is in principle a hard and fast line drawn between blended inheritance and Mendelian inheritance, but even the Mendelian literature does not always bear out this interpretation.

Let us next examine certain theoretical possibilities for the extracted recessives, (G)W. If a white mouse of this kind is crossed with a gray, the young will all be gray. They will be (G)WG, and their germ-cells G(WG) and W(GG); and since in each there is a free character, they will, if inbred, give the Mendelian proportion again, unless the addition of the latent G produces some influence on the result, so that more gray germ-cells are likely to be formed. If this occurred it would increase the proportion of gray offspring in the next generation giving more grays than is expected on the Mendelian scheme. If this should prove to be the case, could we by sucessive back crosses between the extracted recessive and dominant parent alter the Mendelian proportion for this group? Improbable as the result may seem it may be worth while testing; for, as yet we do not know how a latent quality like that of the gray in an extracted recessive behaves when more of the same color is added; whether, for instance, it still remains in its latent condition, or simply unites with the added color of the same kind. Whether union of a free and a latent color means addition of these colors we do not at present know. These and other questions must be determined by further experiment.

While it has been shown experimentally that the extracted recessive contains the dominant character in a latent form, it has not been shown, except in Darbishire's experiment, that the extracted dominant contains the recessive character in the latent form, which must be the case if my view is correct. It is evident why this difference between the two cases should exist, because the latent color of the extracted recessive can be demonstrated in one generation, while it requires two generations to demonstrate the latent color of the extracted dominant.

For example; if an extracted recessive W(G) is crossed with B, the offspring will be WGB, i. e., gray. The outcome must be accounted for by the presence of the gray in W(G). On the other hand if an extracted dominant G(W) is crossed with B, the offspring is gray because this color dominates both black and white. Similarly if the extracted dominant, B(W), is crossed with G the offspring is gray; or if G(B) is crossed with white still the gray dominates. In all combinations, therefore, with the extracted dominant it is impossible to bring out the latent color in the first generation for the obvious reason that it is dominated by the dominant; but in the second generation, that results from inbreeding, it should be possible to demonstrate the presence of the latent color of the grandfather who was an extracted dominant. For example: the extracted dominant G(W) crossed with B, as above, gives the gray mouse GWB, whose germ-cells would be G(WB), W(GB), B(GW) which will produce gray, black, and white mice, in the following proportion 1 G, 2 GW, 2 GB, 2 BW, 1 B, 1 W. Since the first three terms of this series are gray mice, and the next two black mice, and the last only white, there are 5 grays, three blacks, and one white. The white must owe its origin to the color of the extracted dominant. The number of white mice expected in this combination is quite small and a large number of offspring of this generation might be required to demonstrate its occurence. By making another combination, however, it is possible to increase the expectation. If, for instance, we start with an extracted dominant G(B) and cross it with a white mouse, we get a mouse GWB, whose germ-cells will be G(BW), B(GW), W(GB). These will give the same kinds of young as for the case just given; and in the same proportion, but since the black color is here derived from the latent color of the extacted dominant there will be three mice of this color to five grays and one white.

In the literature I know of one case that seems to show something of this kind. Darbishire[1]) found that when extracted dominants (pink eyed mice with spotted coats) were crossed with white mice, some of the offspring were white, which is not the expectation if the germ-cells of the extracted dominant are pure; for, they should give the same result as when individuals of the pure strain are crossed with albinos. But these do not give any white! It should also be noted that the extracted dominants, when inbred, gave one albino to thirty-two spotted individuals showing that while the extracted dominants approached the condition of breeding true, they did not do so invariable.

1) Biometrica. 3. Jan. 1904.

In my former paper I made an attempt to account for the exceptional behaviour of yellow mice as given by Cuénot on the assumption that he was dealing with extracted dominants and dominant-recessives, and therefore his material was contaminated, hence he could not expect to obtain yellow mice having pure yellow gametes represented by the formula YY, but only those represented by the formulae Y(G) and Y(G)B. Nevertheless if the yellow mice behave in inheritance in the same way as do the other colors there should be obtained a race of extracted dominants, Y(G) that would breed true inter se, provided Cuénot's statement, that yellow always dominates all other colors is correct. In regard to the failure of all yellow mice to breed true it seemed to me that Cuénot's statement was not clear, for, he laid his main emphasis on the impossibility of obtaining yellow mice with pure gametes, YY, (which if my interpretation is correct would not be the case under the conditions of his experiment), rather than on the failure to get a race of yellow mice, that produce only yellow mice. I wrote to Professor Cuénot and he informs me that he found that none of his yellow mice breed true, but in all cases throw a certain number of black or of gray or of chocolate mice, according as their ancestry has been contaminated by these colors. This accords with the interpretation that Professor Wilson gave of his results in opposition to my own (Science XXIII. 1906).

Cuénot interpreted his results to mean that extracted dominants are not produced in the case of yellow mice. In other words, the first term of the Mendelian proportion is lacking. He offers the following ingenious hypothesis to account for this supposed result. Yellow-bearing spermatozoa never fertilize yellow-bearing eggs. In other words, selective fertilization of the germ-cells occurs for mice of this color. He cites, as possibly a parallel case, that of the ascidian, *Ciona*, studied by Castle and myself, in which self-fertilization does not occur, or only in a small number of cases. The results are obviously not exactly the same, for, while the spermatozoa of *Ciona* do not fertilize the eggs of the same individual, they fertilize readily the eggs of other individuals, while in the yellow mice the sperm of a given individual fails to fertilize the yellow bearing eggs of all other individuals, on Cuénot's assumption. However, Cuénot meant probably no more than to point to a case where selective fertilization has been shown to take place.

Why do not yellow mice form a true race as do mice of other colors? Is it really due to the failure of the yellow-bearing sperm to fertilize the yellow-bearing eggs, as Cuénot suggests, or can any other explanation be offered? I could not but feel that the suggestion of selective fertilization is improbable, and for that reason I made an

attempt to account in an other way for the results, and in so far as I tried to show that pure gametes were not to be expected from extracted dominant forms, I believe I may have found the clue that will lead to a more probable solution of the problem.

Cuénot has shown in the following way that yellow dominates all other colors. Assuming, as he does, that all yellows are dominant recessives, YB for instance, he finds when these are crossed with a pure strain; gray let us say, that he gets 50 per. cent. yellow and 50 per. cent. of the other color, (or colors when more than one is present). Cuénot's equation for this would be

CY	CG
CG	CG
CYGG	CGCG

Since CYCG gives yellow, the yellow is thus shown to dominate the gray gamete. I should express the same result in a somewhat different way thus:

Y(G)	(Y)G
G	G
Y(G),G	(Y)G,G

The result is the same, so far as the formulae show the dominance of the yellow over gray. If, as I suppose, extracted yellow dominants are also formed, we should expect them, from analogy with other colors, to produce when inbred only yellow mice, and also when crossed with mice of other colors; but as this was found by Cuénot not to be the case, he assumes, as has been said, that dominant yellow mice are not produced. There is, however, another way in which we may account for the results. If we assume that extracted dominants are formed in the case of yellow mice, as in all other cases, but that the two colors do not remain in the usual relation of dominance and latency, but alternately become dominant and latent in the germ-cells, we can account for all of Cuénot's facts. Thus an extracted yellow dominant Y(G) produces germ-cells Y(G) and (Y)G, which will give on inbreeding, if in equal numbers, three yellows to one gray[1]). When these yellows are crossed with other colors the expectation would be 50 per. cent. of each. The results are those that Cuénot's yellow mice give. My assumption, in regard to the behaviour of the germ-cells of the yellow mice, is not purely arbitrary, for there are cases on record of other colors in which

1) If as many Y(G) are produced as (Y)G. If not, more of the offspring will be gray. Cuénot insists that there is a deficiency in yellow mice, when yellows are inbred. May not this disparity be due to the smaller number of the yellow gametes formed by the yellow mice? Possibly the extracted dominants and the dominant recessives might be separated by taking into consideration the relative number of yellow and gray (or black) offspring that they produce.

it has been shown that a race, originating in an extracted dominant ancestor, may occasionally produce an individual showing the contrasted character, and this must be due to the formation of some germ-cells in which the latent character becomes the dominant one.

It may seem that my explanation of the yellow mice amounts to the same thing in the end as Cuénot's, since I assume that the extracted dominants behave, as far as their germ-cells are concerned, in the same way as do the dominant recessives. The resemblance between the two points of view is however only superficial; and there remain certain fundamental differences in the two interpretations. On my view there is no selective fertilization of the two kinds of gametes, and there is no failure in the Mendelian proportion. The yellow mice follow the same rule in these respects that all other colors follow, but they differ from the other mice in the failure of the yellow to dominate the other colors in the extracted dominants. Finally, I may add that while this interpretation of the yellow mice is possible on my hypothesis of the impurity of the germ-cells of hybrids, it is impossible on the assumption of "pure" germ-cells; for, on the latter assumption there is no latent color in extracted dominants, and hence no chance for them to produce two kinds of germ-cells. Those who accept the hypothesis of pure gametes must find some other way out of Cuénot's dilemma, and, perhaps, selective fertilization may be as plausible an assumption as any other.

Columbia University. March 1. 1906.

Wilhelm Roux, Die Entwickelungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft.

Leipzig Wilhelm Engelmann 1905. XIV + 284 S. gr. 8. 2 Tafeln und 1 Textfigur.

Referat von R. F. Fuchs, Erlangen.

Als erstes Heft einer von dem Begründer der modernen Entwickelungsmechanik herausgegebenen Monographienreihe: „Vorträge und Aufsätze über Entwickelungsmechanik der Organismen" ist das oben genannte Werk erschienen, welchem der wesentlich erweiterte Vortrag Roux's auf der Breslauer Naturforscherversammlung zugrunde gelegt ist. Die Sammlung verfolgt den Zweck einzelne Gebiete der Entwickelungsmechanik in monographischer Zusammenfassung gemeinverständlich darzustellen, um dieses weite und interessante Forschungsgebiet allen Biologen zugänglich zu machen. Es kann nur mit Freuden begrüßt werden, dass Roux zunächst eine zusammenfassende Darstellung über die Ziele und Aufgaben, sowie die bisherigen Leistungen der entwickelungsmechanischen Forschung an die Spitze des neuen Unternehmens stellt, aus der

klar hervorgeht, was wir alles der unermüdlichen Forscherarbeit Roux's selbst, sowie gleichstrebender Forscher an wichtigen Tatsachen und theoretischer Erkenntnis verdanken. Es muss dies besonders betont werden, da das prinzipiell Neue in den Bestrebungen und Leistungen der Entwickelungsmechanik nicht immer von gegnerischer Seite richtig gewürdigt und manches unzutreffende Urteil über Roux' Bestrebungen gefällt worden ist. Wer eine neue Disziplin begründet, muss zunächst einmal die Ziele seiner Bestrebungen darlegen und sein Arbeitsgebiet theoretisch durcharbeiten, um zu einer strengen Fassung der Probleme und der zu stellenden Aufgaben zu gelangen. Denn eine einfache Anhäufung experimentell oder anderweitig ermittelter Tatsachen kann hier nicht genügen, sondern es muss eine Zusammenfassung und Ableitung der erkannten Allgemeinheiten erst erfolgen, wenn wir zu einem Gesamtbilde der Forschungsergebnisse und -Aufgaben gelangen wollen. Wir müssen es deshalb dankbar anerkennen, dass Roux, der als experimenteller Forscher so große und viele wichtige Erfolge errungen hat, sich der schweren und, wie die Erfahrung gelehrt hat, undankbaren Aufgabe unterzogen hat, das ganze umfangreiche Gebiet theoretisch durchzuarbeiten und eine systematische Gliederung der gesamten Disziplin zu schaffen, welche die Weiterarbeit nicht nur erleichtert, sondern auch wesentlich fördert.

Das vorliegende Buch gibt einen Überblick über die Aufgaben und Erfolge der Entwickelungsmechanik, es kann als eine Einführung in dieses Gebiet bezeichnet werden, deren Studium jedem Biologen von großem Nutzen sein wird und deshalb dringend empfohlen werden soll. Sein Studium erfordert allerdings ernste Arbeit, die aber durch die Fülle von Belehrung, welche sie trägt, reichlich belohnt wird.

Roux hat seinem Buche noch den Untertitel „Eine Ergänzung zu den Lehrbüchern der Entwickelungsgeschichte und Physiologie der Tiere" hinzugefügt. Dieser Hinweis hat, fast möchte man sagen „leider", seine vollste Berechtigung. In den beiden Lehrbüchern der allgemeinen Physiologie hat nur Verworn die Probleme der Entwickelungsmechanik einer knappen Behandlung unterzogen, während Rosenthal sie aus dem Kreise seiner Erörterungen als den morphologischen Disziplinen zugehörig gänzlich ausgeschieden hat. Die Lehr- und Handbücher der Physiologie betrachten aber das ganze Gebiet der Entwickelungsmechanik als nicht zur Physiologie gehörend; ja es gilt sogar als Übergreifen in ein fremdes Gebiet, wenn ein Physiologe in seinen Arbeiten den Fragen der Entwickelungsmechanik näher tritt. So kommt es, dass unter den deutschen Physiologen nur ganz vereinzelte an der entwickelungsmechanischen Forschung beteiligt sind, und dieses ganze Forschungsgebiet die Spezialdomäne der Anatomen und Zoologen geworden

ist. Und doch sind die Probleme und Forschungsmethoden durchaus dem Gebiete der Physiologie zuzuzählen. Dass diese Anschauung richtig ist, lehrt ein Vergleich mit der Botanik. Keinem modernen Pflanzenphysiologen würde es einfallen, das Gebiet der Entwickelungsmechanik als nicht zur Pflanzenphysiologie gehörig auszuscheiden; im Gegenteil, in allen Lehr- und Handbüchern der Pflanzenphysiologie ist entwickelungsmechanischen Betrachtungen ein weiter Raum gegönnt. Diese richtige Erkenntnis der Botaniker ist auch dem Gesamtgebiete wesentlich zugute gekommen, indem die Entwickelungsmechanik der Pflanzen schon weit fortgeschritten ist. Bei diesem Urteil ist allerdings von dem Hauptteil der Entwickelungsmechanik des Embryo abzusehen, bezüglich deren die zoologische Entwickelungsmechanik Dank der grundlegenden Arbeit Roux's der botanischen weit voraus ist.

Im folgenden soll nun der Inhalt des Roux'schen Buches wiedergegeben werden, wobei die allgemeinen abgeleiteten Erkenntnisse ausführlicher dargestellt werden, während die speziellen Tatsachen nur kurz, oder auch nur andeutungsweise berührt werden.

Während die deskriptive Entwickelungsgeschichte auch in ihrer denkbarsten Vollkommenheit nur die rein formale, gestaltliche Seite des ganzen Entwickelungsgeschehen verzeichnet, kann sie niemals etwas über die Faktoren aussagen, welche die formalen Veränderungen des sich entwickelnden Organismus bewirken. Die von Roux neuinaugurierte Forschungsrichtung, welche sich der Ermittelung der Wirkungsfaktoren und ihrer Wirkungsweisen, weniger exakt Ursachen genannt, zuwendet, hat ihr Begründer kausale Forschungsrichtung oder kurzweg Entwickelungsmechanik genannt. Es haben zwar bedeutende morphologische Forscher, wie O. Hertwig und C. Rabl, die kausale Forschung im Sinne Roux's als überflüssig erklärt, unter Berufung auf Kirchhoff, welcher als Ziel der Mechanik, dieser am exaktesten ausgebauten Wissenschaft, die vollständige und einfachste Beschreibung des Naturgeschehens hinstellt. Für den Physiker ist aber nur die Ableitung eines sogenannten Gesetzes, z. B. des Fallgesetzes, eine solche Beschreibung im Kirchhoff'schen Sinne, weil es den ganzen Erscheinungskomplex genügend erklärt. Wollen wir den Kirchhoff'schen Satz auf die organischen Naturwissenschaften anwenden, was gewiss zulässig ist, dann muss uns als Endziel unserer Forschungsrichtung vorschweben, alles Naturgeschehen, in unserem besonderen Falle das ganze Entwickelungsgeschehen, in einer Formel mathematisch auszudrücken. Denn nur eine Formel von der Gestalt $E = f(a, b, c \ldots)$ ist die einfachste Beschreibung im Kirchhoff'schen Sinne; dass in dieser Formel alle auf den ablaufenden Prozess einwirkenden Faktoren vertreten sein müssen, ist ganz selbstverständlich, denn sonst wäre sie eben keine erschöpfende

Funktionsformel, sonst könnte sie den sich abspielenden Prozess nicht als Funktion aller in Betracht kommenden Faktoren darstellen. Wenn also auf irgend eine Disziplin der organischen Naturwissenschaften der genannte Kirchhoff'sche Satz anwendbar ist, so ist er es vor allem auf die Bestrebungen der Entwickelungsmechanik.

Um die gestaltenden Wirkungsweisen analysieren zu können, müssen nach Roux zwei Entwickelungsperioden unterschieden werden, eine Periode der vererbten Gestaltung, es ist die „Periode der Organanlage", und eine zweite Periode der funktionellen Ausgestaltung des Angelegten. Die erste Periode ist die des direkten Gestaltens durch die Tätigkeit der im Keimplasma implizite enthaltenen „Gestaltungsmechanismen", sowie die Periode des Selbsterhaltens der angelegten Teile, ohne dass sie dazu der Funktion bedürfen. Eine genaue Begrenzung dieser Zeitperiode scheint mir kaum möglich zu sein, da wir niemals anzugeben vermögen, wann ein embryonales Gebilde zu funktionieren beginnt, zumal es nicht erwiesen ist, dass die Funktion embryonaler Gebilde, bezw. Organe mit der des ausgebildeten Organismus übereinstimmen muss. Ferner wäre wohl zu bedenken, dass selbst zu Zeiten, in denen ein aktives Funktionieren uns noch ganz unmöglich erscheint — ohne dass wir aber dafür einen ausreichenden Grund anzugeben vermöchten —, das embryonale Gebilde immer von Reizen getroffen wird, weil wir eine Entwickelung bei Fernhaltung aller Reize nicht herzustellen imstande sind. Dem sich entwickelnden Organismus aber die Reizbarkeit absprechen wollen, hieße ihn zur toten entwickelungsunfähigen Masse machen. Schließlich kommt auch noch die passive Beanspruchung des sich entwickelnden Gebildes mit in Frage, die als Reizgeschehen anzusehen ist. Alle diese Überlegungen lassen es mir zweifelhaft erscheinen, ob es eine Entwickelungsperiode ohne alle Funktion gibt, obwohl sie theoretisch vorstellbar wäre. Zwar könnte dagegen die normale Entwickelung der Halbembryonen und kleinerer abgesprengter Teile angeführt werden. Aber auch in diesen Spezialfällen lässt sich die Funktion, oder wenigstens passive Beanspruchung nicht ausschließen.

In der zweiten Periode, der der funktionellen Gestaltung, wird das in der ersten Periode (des vererbten Wachstumes) Gebildete weiter fortgeführt und erhalten. Die Art der Organfunktion ist zunächst von der typischen Beschaffenheit des Keimplasmas bestimmt, aber auch der embryonale Gebrauch der Organe ist seiner Art und Größe nach noch wesentlich in dem so hergestellten Mechanismus des Lebewesens selber begründet. Dementsprechend wird im Beginn der zweiten Periode noch typisch Gebildetes entstehen, das wenn auch indirekt unter der determinierenden Wirkung der Vererbungsstruktur des Keimplasmas steht.

Erst wenn die gestaltlichen Leistungen der zweiten Periode durch den Willen oder durch äußere, fremde Faktoren bestimmt werden, dann kommen „Anpassungen“ zustande. Diese können aber nur vom „Typischen“ Abweichendes produzieren, weil typisch nur das im Keimplasma determinierte ist. Zwischen den beiden Perioden finden nach Roux allmäliche Übergänge statt. Die erste Periode zerfällt in mehrere ursächlich voneinander verschiedene Unterabteilungen für jede vorkommende Art von typischer Entwickelung.

Die Art der typischen, wie sich ergeben hat vielfach unter Selbstdifferenzierung von Teilen verlaufenden Entwickelung unterscheidet Roux in eine explizite erstmalige oder primäre Determination vom Ganzen auf seine Teile, also Determination durch Zusammenwirken vieler Teile, um das Kleinere, Einzelne, zu bestimmen; zweitens in die Ausführung des auf diese Weise determinierten, drittens in eine oder mehrere Nachdeterminationen vom Ganzen auf die Teile, oder von großen auf kleine Teile. Diese Vorgänge erfolgen durch Wechselwirkung von Teilen aufeinander, die als abhängige Determination bezeichnet wird.

Die ersten ursächlichen Erklärungen des tierischen Entwickelungsgeschehens gehen auf His zurück, welcher wie K. E. v. Baer, Pander, Lotze alle formbildenden Vorgänge auf ungleiches Wachstum der verschiedenen Keimblätter und auf Stauungen an weniger wachsenden Nachbarteilen zurückzuführen suchte, ohne aber einen experimentellen Beweis für seine Annahme zu erbringen und ohne darüber Aufschluss zu geben, ob dieses Gestaltungsprinzip das einzig mögliche ist. Einen Fortschritt stellen die Arbeiten von His, Goette, Rauber, Strasser und anderen dar, welche die Formwandlungen der Organe und Gewebe auf Veränderungen ihrer Elementargebilde, der Zellen, zurückführten. Das dabei direkt beobachtete typische Geschehen gestattet jedoch verschiedene mögliche Abteilungen, außerdem müssen aber die Zellvorgänge selbst ursächlich erforscht werden. Diese Untersuchungen konnten demnach nur Wahrscheinlichkeitsresultate liefern, ohne beweisende Schlüsse auf die wirkenden Faktoren zuzulassen. An diese Untersuchungen schloss sich eine Reihe von Versuchen zur Erzeugung künstlicher Missbildungen, von denen die Versuche von Dareste, besonders aber jene von L. Gerlach hervorgehoben seien, da letzterer Forscher bereits einen bestimmt gerichteten Versuch zur Erzeugung von Doppelmissbildungen anstellte. Wenn dabei auch das erstrebte Ziel zunächst noch nicht erreicht wurde, so führten L. Gerlach's Versuche doch zur Ausbildung einer wertvollen Methode für entwickelungsmechanische Versuche am Hühnerei.

Um zu einer tieferen ursächlichen Erkenntnis des Entwickelungsgeschehens vorzudringen, mußten vor allem die allgemeinsten

Fragen der Entwickelungslehre neu aufgegriffen werden. Zunächst musste entschieden werden, ob bei der Entwickelung der Organismen überhaupt Mannigfaltigkeit neu erzeugt werden kann (Neoepigenesis), oder ob die Entwickelung nur mit einer Umwandlung bereits im Ei verborgener Mannigfaltigkeiten in sichtbare einhergeht (Neoevolutio), oder ob es sich um eine Vergesellschaftung beider Prozesse handle. Die Untersuchungen haben nun ergeben, dass tatsächlich Mannigfalten neu produziert werden können und zwar in so hohem Grade, dass es eigentlich wunderbar erscheint, dass immer wieder derselbe Ausgangspunkt der Entwickelung, das Ei, neuhervorgebracht werden kann. Alle drei genannten Entwickelungsmöglichkeiten sind also denkbar, es fragt sich nur, ob und in welchem Umfange sie an der Entwickelung des Organismus beteiligt sind.

Die Erforschung dieser Frage bietet außerordentliche Schwierigkeiten, weil wir nicht wissen, ob bei einer beobachteten Erscheinung nur die uns in ihrer Wirkungsweise bekannten Faktoren allein beteiligt sind, ferner ist uns nicht der ganze Wirkungsumfang einzelner Faktoren bekannt, so dass wir Gefahr laufen, nicht das ganze von ihnen bewirkte Geschehen vollständig beobachtet zu haben. Zudem geschieht bei der normalen Entwickelung so vieles gleichzeitig, dass wir die Einzelveränderung nicht mehr auf einen bestimmten Gestaltungsfaktor beziehen können. Aus diesen Gründen lassen sich aus der einfachen Beobachtung des normalen und typischen Entwickelungsablaufes keine sicheren ursächlichen Schlüsse ziehen.

Als einziges Hilfsmittel, um zu einer eindeutigen ursächlichen Erkenntnis des Entwickelungsgeschehens zu gelangen, bietet sich uns das richtig angestellte Experiment dar, welches aber nur dann eine Aussicht auf Erfolg verheißt, wenn wir zuvor den zu untersuchenden Vorgang theoretisch nach allen möglichen Komponenten hin zergliedert haben und aus der hieraus gewonnenen Kenntnis eine exakte Fragestellung ermitteln, deren Beantwortung durch ein eindeutiges Experiment möglich ist. Deshalb müssen wir uns an erster Stelle eine Übersicht über die verschiedenen Arten von Wirkungsfaktoren verschaffen, die an jedem Geschehen beteiligt sind.

Das Entwickelungsgeschehen hat wie jedes Geschehen Faktoren, welche die Art des Geschehens bestimmen (spezifische, determinierende Faktoren), dazu kommen die Ursachen des Ortes des Geschehens (Ortsfaktoren), der Zeit (Beginn-, Fortdauer-, Endigungsfaktoren), sowie die Intensitäts- und Richtungsfaktoren. Diese Faktoren können verschieden und getrennt sein, oder auch zum Teil zusammenfallen. Sie alle müssen im Spezialfall einzeln ermittelt werden. Ferner muss untersucht werden, wie der Zustand des Untersuchungsobjektes, an dem die Einwirkung

der einzelnen Faktoren untersucht wurde, zustande gekommen ist. So kommen wir immer weiter zurück bis zur Entstehung des Eies und Samenfadens und endlich durch die ganze Phylogenese hindurch bis zu jenen Faktoren, welche die niedersten Lebewesen entstehen ließen.

Die Lebewesen können zur Zeit nur durch die Charakterisierung ihrer Leistungen annähernd vollständig definiert werden. Nach dieser funktionellen Definition sind die Lebewesen Naturkörper, welche sich aus in ihnen selbst liegenden Ursachen verändern (Selbstveränderung, Dissimilation), das Veränderte ausscheiden (Selbstausscheidung) und das Veränderte unter Aufnahme neuen Stoffes (Nahrung) durch dem Unveränderten Gleiches ersetzen (Selbstwiederbildung, Assimilation), bezw. mehr als ersetzen (Selbstwachstum). Außerdem besitzen sie das Vermögen der Reflex- und sogen. Selbstbewegung, sowie der Selbstteilung, die wieder mit Vererbung, also Selbstübertragung von Eigenschaften des Ganzen auf die Teilprodukte (Nachkommen) verbunden ist. Dazu kommt als letzte, seinerzeit von Roux als elementare Eigenschaft der Lebewesen aufgestellte Eigentümlichkeit die Selbstregulation in der Vollziehung aller dieser Vorgänge im Sinne einer gesteigerten Selbsterhaltungsfähigkeit des ganzen Gebildes. Die Selbstregulation bewirkt zugleich die höhere Einheitlichkeit der Lebewesen. Erst durch alle diese Vorgänge wird das Leben auf seiner niedersten Stufe ausreichend gekennzeichnet. Durch diese Vorgänge ist die Selbsterhaltung trotz des Stoffwechsels gewährleistet; durch die Selbstregulation ist eine Anpassung an den Wechsel der Umgebung (Selbstanpassung) ermöglicht. Bei den höheren Lebewesen kommt zu diesen Minimalleistungen noch dazu das Vermögen zur Selbstausbildung besonderer Gestaltungen und Eigenschaften, einschließlich der seelischen, sowie das Vermögen der Selbstübertragung dieser neuen Eigenschaften auf die Nachkommen durch Selbstteilung und Selbstentwickelung von einem scheinbar einfachen Übertragungszustand, dem Keimplasma, aus. Die Lebewesen gestalten und erhalten sich selbst (Selbstdetermination). Die Grundlage hierzu sowie der Kontinuität des Lebens liegt in der Assimilation, weshalb auch „nur der Assimilation fähige Variationen vererbbar sind".

In Übereinstimmung mit Haeckel, Pflüger u. a. vertritt auch Roux den Standpunkt, dass das Leben aus zufälligen, zunächst chemischen Vorkommnissen auf „natürliche" Weise ohne Mitwirkung eines zwecktätigen Agens (Schöpfer) entstanden sein kann. Während aber Haeckel die kernlosen Moneren als niederste Vorstufen des Lebens (Probionten) ansieht, die auf einmal entstanden sein sollen, erblickt Roux in den Moneren bereits niederste Lebewesen (also keine Probionten), zu deren Entstehung bereits

ein langes Vorgeschehen nötig war, indem die Grundfunktionen sukzessive aufgetreten sind und in langsamer Züchtung von zufälligen Variationen aus zu größerer Mannigfaltigkeit und größerer Vollkommenheit der Selbsterhaltung des Gebildes verbessert worden sind. (Entstehung des ersten Lebens durch sukzessive Züchtung der Grundfunktionen).

Der Anfang des Lebens war nach Roux vom gleichzeitigen Auftreten der Dissimilation und Assimilation, sowie der Selbstausscheidung des Veränderten abhängig. Als Vorbedingung der Assimilation war noch die Selbstaufnahme von Ersatzstoffen (Nahrung) notwendig. Ferner muss zur Erhaltung und Ausbreitung dieser Vorstufen des Lebens die Assimilation größer sein als die Dissimilation, wodurch eine Vermehrung (Selbstwachstum) ermöglicht wird. Da die Flamme alle diese Eigenschaften hat, so liegt nichts Prinzipielles gegen die Möglichkeit des gleichzeitigen Selbstentstehens der entsprechenden Grundfunktionen des Lebens vor. Es kann demnach der chemische Grundprozess des Lebens schon aus der Zeit des glühenden Erdballes herstammen. Die Flamme stellt zudem ein Gebilde mit typischem morphologischen Bau dar, indem man einen Kern (inneren dunklen Kegel) und einen Rindenteil (die Hüllen) mit besonderen Leistungen unterscheiden kann, ja man kann sogar von einem Mund (Nahrungszufuhrstelle, Basis) und einem After (spitze Ausscheidungsstelle) sprechen. Diese typischen Gestaltungen sind durch äußere physikalische Umstände (Schwerkraft) determiniert. Durch allerdings beschränkte Selbstdetermination geschehen nur Dissimilation und Assimilation. Alle Träger der genannten vier Eigenschaften (Selbstveränderung, Selbstaufnahme, Selbstanbildung und Selbstausscheidung) sind zwar von der Umgebung verschiedene, der Selbsterhaltung fähige Gebilde; aber sie sind noch keine Lebewesen und werden von Roux Isoplasson (Gleiches-Bildner) genannt wegen der eigenartigsten Leistung, der Assimilation. Das Isoplasson kann als ein dem Verworn'schen Biogen identischer Begriff angesehen werden, nur kommt beim Isoplasson auch die Formbildung zum Ausdruck, während das Biogen mehr die chemischen Umsetzungen hervorhebt.

Die Flamme stellt ein Isoplasson dar; sie besitzt sogar Selbstregulation und Überkompensation im Ersatze des Verbrauchten, also Wachstum. Tritt zu den vier Grundleistungen des Isoplassons die Reflexbewegung bezw. Selbstbewegung hinzu, dann stellt das Gebilde ein Autokineon (Selbstbeweger) dar. Diese Bewegungen können durch anorganische Wirkungen hervorgebracht werden und rein anorganisch erworben sein, wie aus den Versuchen von Quincke, Bütschli, Rhumbler, Roux hervorgeht, die an Tropfen aus anorganischem Material den Protistenbewegungen ähnliche Bewegungen beobachtet haben. Ja sogar eine Aktivierung eines

Energievorrates ist bei solchen Gebilden möglich, ohne dass sie eine im einzelnen bestimmte typische morphologische Struktur haben. Sie können eine, noch variable physikalische, z. B. wabenartige Mischung von nur wenigen chemischen Substanzen darstellen, von der jeder größere zufällig mechanisch abgetrennte Teil alle Eigenschaften des Ganzen hat. Auch Ortsveränderungen des in einem flüssigen Medium befindlichen ganzen Gebildes können durch die Bewegungen zustande kommen, ohne dass dazu eine typische morphologische Struktur notwendig wäre. Isoplasson und Autokineon sind die nötigen Vorstufen der niedersten Lebewesen, also wirkliche Probionten. (Fortsetzung folgt.)

Die Pygmäenfrage und die Deszendenz des Menschen.

Von Dr. Richard Weinberg, Dorpat.

(Schluss.)

III.

Die allgemeine biologische Bedeutung der Pygmäen liegt nun in der Annahme einer Beziehung derselben zu der Stammesentwickelung der Menschheit.

Kollmann, der die Funde aus Schweizersbild selbst in monographischer Darstellung behandelt hat, gelangte in neuerer Zeit (1902) zu einer allgemeinen Auffassung der systematischen Stellung der Pygmäen innerhalb des Menschengeschlechts[1]).

Da das Verhalten der Funde aus neolithischer, Bronze- und slavischer Zeit in West- und Mitteleuropa mit dem Vorhandensein lebender Pygmäen in Asien, Afrika, in dem südlichen Inselarchipel und auch mit dem neuerdings betonten Vorkommen solcher in Amerika (Ranke, Ten Kate) in Übereinstimmung steht, sofern die in allen diesen Kontinenten beobachteten kleinen Abarten des Menschengeschlechts durch besondere Merkmale von den großen abweichen, erblickte Kollmann hierin ein Ergebnis von allgemeiner Tragweite, das zu der Annahme einer ursprünglichen Zusammensetzung des Menschengeschlechts aus Pygmäen und aus hochgewachsenen Rassen anregt.

Da ferner die Pygmäen gewiss aus früherer als aus neolithischer Zeit herrühren, mussten — führt Kollmann weiter aus — die beiden Formen mindestens gleichzeitig in der Entstehungsepoche der Menschheit auftreten. „Wenn es die Großen waren, die zuerst auftraten, dann mussten nach den allgemeinen entwickelungsgeschichtlichen Prinzipien die Kleinen doch ebenfalls mitentstehen. Eine doppelte, unabhängige Entstehung des Menschen-

1) J. Kollmann, Die Pygmäen und ihre systematische Stellung innerhalb des Menschengeschlechtes. Verhandl. Naturf. Gesellsch. Basel, Bd. XVI, 1902 (Vortrag, Juli 1901), S. 85—117.

geschlechts ist naturwissenschaftlich betrachtet eine Unmöglichkeit. In solchen Streitfällen ist die Kardinalfrage am Platze: Gibt es eine Deszendenz oder gibt es keine? Bekennt sich ein Naturforscher zu der großen Lehre von der Deszendenz, so bleibt kein anderer Ausweg, als die Annahme, dass die Pygmäen und die Großen in einem Deszendenzverhältnis zueinander stehen. Dann aber muss irgend eine Entscheidung gegeben werden. Da liegen nur zwei Möglichkeiten vor; entweder stammen die Kleinen von den Großen ab, oder die Großen von den Kleinen. Das erstere läuft auf die Degenerationshypothese hinaus, die unhaltbar und falsch ist. Es bleibt also deszendenztheoretisch nur die zweite Möglichkeit bestehen, dass die Großen von den Kleinen abstammen.

Hieran knüpft nun der Satz an, in dem Kollmann die systematische Bedeutung der Pygmäen zusammenfasst: „Die Pygmäen sind als Urrassen aufzufassen, die zuerst in die Erscheinung traten. Aus ihnen haben sich dann, durch Mutation, die hochgewachsenen Rassen entwickelt."

Es wurde hier absichtlich in extenso zitiert, um die Meinung des Autors der Hypothese vollkommen genau wiederzugeben. Mit Einwendungen wollen wir uns hier nicht befassen, sondern die weitere Begründung kurz darzustellen versuchen.

Es wird zunächst hervorgehoben, dass schon die ganze Erscheinung der Rassenzwerge den Forschungsreisenden immer den Gedanken der „Urrasse" nahelegte. Sie haben etwas Primitives, Urspringliches an sich im Vergleich zu den großen Rassen. Auch die vorhandenen Überlieferungen fassen die Pygmäen als Urrassen im Sinne der ersten Bewohner eines Gebietes auf.

Auch die naturwissenschaftliche Anschauung einer Hervorbildung der Großrassen aus Pygmäen im Wege des Transformismus hat stammesgeschichtlich keine grundsätzlichen Bedenken. „Die kleinen Formen der Pflanzen und Tiere sind immer den großen vorangegangen. Zuerst erschienen die Kleinen auf dem Schauplatz, dann erst kamen die Großen, die sich aus den Kleinen entwickelten im Laufe der Zeit. Das Gegenteil stände in offenem Widerspruch mit den Regeln der Entwickelung. Der aufsteigende Gang schreitet wie ein ehernes Gesetz fort. Die Forschungen der Zoologie, der Botanik, der vergleichenden Anatomie und der Paläontologie bestätigen dies überall. Die Riesenamphibien, die Riesensaurier, die Riesenvögel, die großen Raubtiere, die großen Einhufer und die großen Wiederkäuer — sie alle sind nicht unvermittelt sofort als große Formen entstanden, sondern haben sich aus den verwandten, nahestehenden kleinen Arten allmählich entwickelt."

Folgt die Genealogie des Menschen den gleichen Regeln, dann wäre vorauszusetzen, dass die großen Menschenrassen aus Pygmäen hervorgegangen sind.

Den Neandertalmenschen und seine Stammesgenossen von Spy und Krapina sieht Kollmann lediglich als einen divergierenden Zweig vom Stamm der großen Rassen an[1]). Ihn und den Pithecanthropus von Java in eine direkte Abstammungslinie zu bringen, hält Kollmann aus mehreren Gründen für bedenklich; u. a. aus der entwickelungsgeschichtlichen Überlegung, dass die Menschheit nicht zuerst flache Schädel hatte, sondern im Gegenteil hohe. Er weist hier auf die bekannte Beobachtung hin, dass die Ähnlichkeit junger Affenkinder mit Menschenkindern sehr viel größer ist, als die der entsprechenden erwachsenen Formen untereinander. „Alle Erfahrungen der Tierzüchter bezeugen, dass die Weiterentwickelung bei der Frucht schon im Innern des Mutterleibes einsetzen muss, soll ein höheres Ergebnis der Züchtung erreicht werden. An dem eben geborenen Sprössling prägen sich zumeist schon die neuen Merkmale aus. Ebenso verhält es sich bei der Naturzüchtung. Da nun die Affenfeten und die kleinen Kinder von Anthropoiden durch hohen Scheitel ausgezeichnet sind, so müssen wir nach den Erfahrungen der Züchtung annehmen, dass die Affenkinder, die mit der Aussicht auf Vervollkommnung dem Mutterschoß entsprangen, nicht allein mit guter Kopfform und mit viel Gehirn auf die Welt kamen, sondern noch mehr: der Sprössling durfte nicht in die rohe Schädelform der Mutter und des Vaters wieder zurücksinken; er musste wenigstens zu einem ansehnlichen Teil die günstigen Eigenschaften weiter entwickeln, die er als Kind besaß. Ich glaube, es existiert kein berechtigter Grund, an dieser Auffassung zu zweifeln. Dann aber entstanden niemals zuerst Menschenrassen mit plattem Scheitel und vorspringenden Augenbrauenbogen aus den Menschenaffen, sondern im Gegenteil solche mit hohem, gut entwickeltem Kopfe, wie ihn die Affenfeten, die Pygmäen und die großen Rassen heute besitzen."

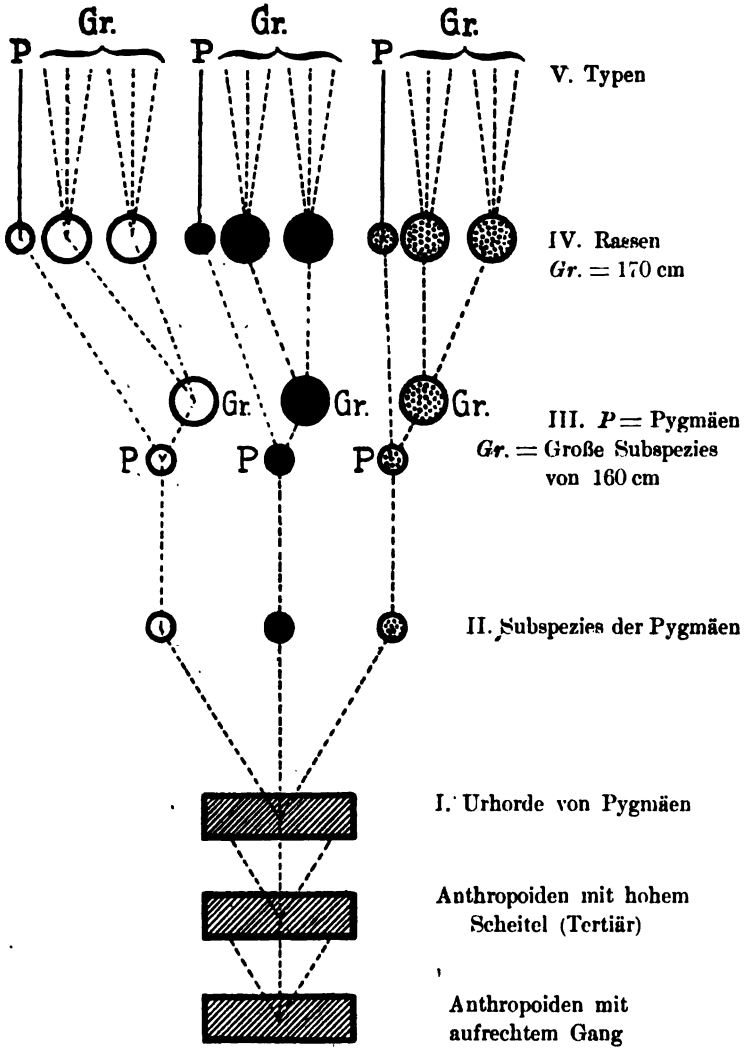
In dem nebenstehenden Schema bezeichnet das untere große Rechteck die erste Periode der Menschenentwickelung, die der Urhorde aus kleinen, gleichartigen, unter sich übereinstimmenden Formen, die aus einem einzigen Ursprungszentrum hervorgegangen, sich nach und nach zu einem Urstamm von Pygmäen vermehrte.

In der zweiten Periode (II) bildeten sich aus der Spezies der Rassenzwerge drei Unterspezies ebensolcher Pygmäen: eine zymotriche (Weddas und indische Pygmäen), eine ulotriche (Negritos, afrikanische Zwerge), eine lissotriche (amerikanische Pygmäen), die abgesehen von den Haaren schon Unterschiede der Hautfärbung und der

1) J. Kollmann, Neue Gedanken über das alte Problem von der Abstammung des Menschen. Korrespondenzbl. d. Deutschen Anthropolog. Gesellsch. 1905, Nr. 2 und 3. Auch Globus 1905.

Hirnschädelform aufwiesen[1]). Die Divergenz der Linien nach oben deutet auf Verbreitung über verschiedene Kontinente.

Als dritte Schöpfungsperiode (III) bezeichnet Kollmann die Epoche des Auftauchens dreier großwüchsiger Subspezies (*Gr.*),



Kollmann's Schema zur Erläuterung der Anthropogenesis.

die die gleichen Unterschiede der Behaarung, Pigmentierung und Kopfformen annahmen, wie ihre kleinwüchsigen Muttersubspezies

1) In dem nebenstehenden Kollmann'schen Schema sind diese Differenzierungen durch helle, schwarze und punktierte Kreise angedeutet.

(*P.*), aus einem gewissen Anteil welcher sie innerhalb einiger Generationen durch Mutation im Sinne von de Vries hervorgegangen sind. Es ist die „große Tat der Geburt der hochgewachsenen Rassen, die durch ein größeres und schwereres Gehirn die Pygmäen übertrafen und für den Kampf um das Dasein und für die Beherrschung der Welt besser ausgerüstet wurden."

Die vierte Evolutionsperiode der Menschheit erscheint als Ära der Rassenbildung aus den Subspezies oder Rassenkontinenten. In jeder Subspezies treten hinsichtlich der Gehirnkapsel Langschädel, Kurzschädel, Mesocephalen auf. Auch die Antlitzformen erhalten ihre charakteristische Gliederung durch Ausbildung auffallender Merkmale, die durch Korrelation in Zusammenhang stehen. Kurz, es ist eine wichtige, tatenreiche, für alle Zukunft entscheidende Zeit, die wie Kollmann vermutet, um das Diluvium herum ihren vorläufigen Abschluss fand.

Mit Kollmann's fünfter Periode endlich gelangen in der Menschheit jene auch dem Tier- und Pflanzenreich in ganz analoger Weise zukommenden Lokalvarietäten zur Entwickelung, für die er den Namen „Typus" in Anwendung bringt. Ihr Erscheinen bezeichnet zugleich innerhalb der großwüchsigen Rassen das Ende jeglicher Mutationen, deren letzte mehr als 10000 Jahre zurückliegen muss, da mindestens für die neolithische Zeit und das gesamte Paläolithikum eine Persistenz der charakteristischen Merkmale an diesen Rassen anzunehmen ist auf Grund der Funde, die aus diesen Zeiten vorliegen.

Wie die Pygmäen sich seit der bedeutungsvollen Epoche III weiter differenzierten, darüber liegen keine Daten vor, aber es ist anzunehmen, dass auch sie Mutationen erfahren haben müssen und dass den Mutationsperioden Zeiten der Konstanz gefolgt sind, „in denen eine fortschrittliche Umänderung der Formen trotz bestehender Variabilität (Anomalien) ausgeschlossen blieb. Es entstanden Dauertypen, wie sie ja auch für die Epoche der Gegenwart charakteristisch erscheinen.

Im Hinblick auf die bekannte Hypothese einer pathologisch-degenerativen Entstehung des Zwergwuchses im allgemeinen unterscheidet Kollmann genau zwischen Kümmerzwergen, Liliputs, die in der Tat als Derivate pathologischer Bildungen (krankhafte Keimaffektion, Rhachitis) auftreten, und Rassenzwergen, die allein den Namen Pygmäen verdienen und mit jenen nur äußerlich die geringe Körpergröße gemeinsam haben. Auch die Annahme, dass die jetzt lebenden Pygmäenstämme, wie die Wedda u. s. w., durch Nahrungsmangel allmählich entartete Abkömmlinge großwüchsiger Rassen sind, weist Kollmann auf Grund einiger gegenteiliger Angaben zurück, mit der Bemerkung, dass von den vielen Pygmäenskeletten, die in den Museen aufbewahrt werden, keines Spuren

von Degeneration oder sonstigen pathologischen Bildungen darbietet.

Die Auffassung der Pygmäen der verschiedenen Erdteile als eine durch gleichartige Lebensbedingungen begründete sogenannte Konvergenzerscheinung (v. Luschan[1]), Thilenius[2]) u. a.) zwischeneinander sonst nicht verwandten Formen hält Kollmann schon deshalb für wenig annehmbar, weil ein Umwandlungsprozess von großwüchsigen Individuen in Pygmäen gegenwärtig nur in Gestalt von Kümmerzwergen, nicht in Gestalt von Rassenpygmäen stattfindet.

IV.

Dass die Annahme eines Durchtrittes der Menschenentwickelung von tertiären aufrechtstehenden Anthropoiden mit hohem gewölbtem Schädel durch die Zwischenstufe der Pygmäen eine Hypothese ist, die weiteren Ausbaues bedarf, wird von Kollmann bei dem Hinweis auf ihre Diskussionsfähigkeit ausdrücklich betont.

Wenn es auch im allgemeinen nicht einzusehen ist, warum man eine solche nur wegen der Ungewohnheit der Vorstellung anfangs sonderbar erscheinende Hypothese, selbst wenn sie anderen Anschauungen noch so sehr widerspricht, von vornherein ablehnen sollte, hat sie, wie gewöhnlich, in der Kritik Widerstand gefunden, und zwar schon sehr bald nach ihrem ersten Auftauchen[3]). Da es in der Wissenschaft ja nicht auf die Unbestreitbarkeit einer ausgesprochenen Idee ankommt, sondern die Wahrheit das alleinige Ziel ist, will ich zur Beleuchtung der Sachlage hier auch einige der wichtigeren erhobenen Bedenken, deren wesentlichste, wie wir sahen, Kollmann selbst aufwarf und zu widerlegen bemüht war,

---

1) Vortrag auf dem Deutschen Kolonialkongress, Oktober 1902. Cf. Globus Bd. LXXXII, 1902, S. 281. L. glaubt, dass die oberflächliche Ähnlichkeit zwischen Melanesiern und afrikanischen Negern gleichfalls auf Konvergenz beruhe. Er stützt seine Ansicht hinsichtlich der Pygmäen hauptsächlich auf Analogien aus dem Tier- und Pflanzenleben, wobei er an die Ähnlichkeit zwischen einander nicht verwandten Alpenpflanzen, sowie an die Geschichte der Ratiten, der großen straußartigen Laufvögel erinnert, welch letztere teils von Tauben, teils von Rallen oder Kranichen abstammen; zwischen afrikanischem Strauß, südamerikanischem Rhea und neuseeländischem Moa ist keine Verwandtschaft vorhanden.

2) Centralbl. f. Anthropol. 1903, Heft 4, S. 233. Thilenius weist bei dieser Gelegenheit mit Recht darauf hin, dass es nicht ohne weiteres möglich ist, wie dies beispielsweise Weule tut, in allen kleinwüchsigen Elementen etwas gemeinsames, eine einheitliche Völkerschicht zu erblicken, die einer geologischen Formation gleich sich über weite Erdräume erstreckt. Nicht in jedem Fall von kleinem Wuchs handelt es sich um Rasse; ob Pygmäen, die man findet, Volk, Rasse, Kümmerform bedeuten, ist jedesmal von Fall zu Fall zu entscheiden.

3) Vgl. u. a. Hopf, Zwerge und Pygmäen. Korrespondenzbl. d. Deutsch. Gesellsch. f. Anthropol., Ethnol. u. Urgesch. 1901, Nr. 6. Hier begegnen wir noch der Vorstellung einer Entstehung von Zwergvölkern durch Einfluss ungünstiger Lebensbedingungen.

kurz anführen, zumal sich ergeben dürfte, dass diese unser Interesse für die Sergi-Kollmann'sche Hypothese keineswegs vermindern.

In methodischer Beziehung und soweit es sich um die Körperlänge handelt, kommt E. Schmidt zu dem Ergebnis, dass es auch nach Ausscheidung der krankhaft Kleingewachsenen zweifellos Zwerge im anthropologischen Sinne gibt[1]). Welche Grenzen für den „normalen" Zwergwuchs man aber auch annehmen mag, immer bleibt es ein wesentlicher Unterschied, ob Einzelindividuen oder ganze Bevölkerungen Gegenstand der Betrachtung sind. „Die Vorstellung, als ob die Mitglieder einer solchen Zwergrasse sämtlich Zwerge im Sinne des individuellen Zwergenwuchses seien, kann nur zu irrigen Meinungen und falschen Schlüssen führen." Die individuelle Variation muss sich, wie Schmidt hervorhebt, innerhalb einer Bevölkerung in viel weiteren Grenzen bewegen, als die des Durchschnittsmaßes der verschiedenen Rassen oder Rassenglieder der Erde. Die Grenzen der Größenstufen dieser letzteren sind ganz anders zu ziehen, als bei der Abgrenzung des individuellen Zwergenwuchses innerhalb einer bestimmten Bevölkerung. Deshalb ist der auch von Kollmann angewandte Ausdruck Pygmäen der Bezeichnung Zwergrasse vorzuziehen. Berücksichtigt man die Individualgrößenstufen und die Durchschnittsgrößen der Stämme, dann ergibt sich mit Beziehung auf unseren Gegenstand die Notwendigkeit, zwischen Kleinwuchs (160—150 cm) und Pygmäenwuchs zu unterscheiden, welch letzterem nur die unter 150 cm befindlichen Stufen entsprechen würden.

Was nun den vor allem durch Nuesch und Kollmann durchgeführten Nachweis betrifft, dass auf europäischem Boden in prähistorischer Zeit Pygmäenbevölkerungen gelebt haben, so unterwirft E. Schmidt die hierher gehörigen Funde einer ausführlichen sachlichen Beurteilung[2]), wobei nach Ausscheidung der seiner Meinung nach unzulänglichen Beweisstücke sich folgende Größenstufen als vorhanden herausstellen (s. nebenstehende Tabelle):

Aber auch bei diesen Funden handelte es sich um berechnete Größen aus Körperteilen (Röhrenknochen), deren Verhältnis zum Wuchs immer mehr oder weniger variiert und Unsicherheiten bedingen kann.

Ferner erwägt E. Schmidt die Möglichkeit eines Einflusses pathologischer Bildungen, die gerade bei ganz kleinen Individuen in das Bereich der Wahrscheinlichkeit besonders weit hineinrückt. In einem Falle, wo zugleich ein sehr großer Kopf vorhanden war, wird auf etwaigen Kretinismus hingewiesen. Dazu kommt hinzu,

1) Emil Schmidt, Die Größe der Zwerge und der sogenannten Zwergvölker. Globus 1905, Bd. LXXXVII, Nr. 7, S. 121.

2) Emil Schmidt, Prähistorische Pygmäen. Globus 1905, Bd. LXXXVII. Nr. 18 u. 19, S. 309 u. 325.

dass bei der Deutung von Funden als Pygmäen die sogenannte individuelle Variation, der Größenspielraum einer jeden Rasse in Rechnung gebracht werden muss, der über und unter die Durchschnittsgröße überall mehr oder weniger hinausreicht. In Baden z. B., wo eine durchschnittliche Körpergröße von 165 cm vorherrscht, haben 0,4% der Wehrpflichtigen Buschmanngröße (144 cm), 1,31% Andamanergröße, 12,72% Weddagröße (157 cm). Außerdem ist bei einer Vergleichung der Pygmäengräberfunde aus der Steinzeit mit dem Wuchs der heutigen Bevölkerung zu bedenken, dass beispielsweise die neolithischen Bewohner Frankreichs mit 162 cm schon an und für sich etwas kleiner waren, als die moderne Bevölkerung dieses Landes (165 cm). Als schwerstes Bedenken gegen

Berechnete Größe im Leben cm	Funde	Fundstätte
131	1	Ergolzwyl
136	1	Schweizersbild
137	1	Grotte aux Fées
141	1	Schlesien
142	1	Schweizersbild
143	3	Fées, Châlons, Worms
144	1	Mentone, Baoussé-Roussé
145	1	Châlons
147	3	Fées, Chamblandes, Dachsenbüel
148	4	Schlesien, Fées, Fées
149	2	Fées, Schweizersbild, Mureaux
150	3	Schlesien, Fées, Châlons s./M.
151	1	Châlons
152	1	Châlons
153	3	Châlons, Mureaux, Fées
154	1	Châlons
157	1	Mentone

die Pygmäentheorie endlich macht E. Schmidt geltend, dass bei der Beurteilung der Pygmäen die Wachstumsverhältnisse des weiblichen Körpers innerhalb der Rassen zu wenig beachtet wurden, so dass man fragen darf, „ob die von Kollmann und Nuesch beschriebenen und angeführten kleinen Menschen als „Rassenzwerge", als „Pygmäen" zu deuten oder vielmehr nichts anderes sind, als die kleinen und meist weiblichen Individuen einer fast mittelgroßen Rasse"?

Auch Schwalbe hat in jüngster Zeit gegenüber Kollmann's Anschauungen, ohne das Vorkommen lebender Pygmäenrassen zu leugnen, geltend gemacht[1]), dass es sich bei den bisher bekannt ge-

1) G. Schwalbe, Zur Frage der Abstammung des Menschen. Globus 1905, Bd. LXXXVIII, Nr. 10.

wordenen prähistorischen Pygmäen um keine verschiedenen Rassen, sondern nur jeweils um Größenvariationen innerhalb einer und derselben Rasse gehandelt haben möchte. Speziell warnt Schwalbe vor einer Verallgemeinerung des Satzes, dass in der Entwickelungsreihe der Wirbeltiere die großen Formen immer auf die kleinen folgen, eine Annahme, die für die spezielle Abstammungsgeschichte einzelner Arten keineswegs immer zutrifft. Bei domestizierten (Pferd, Esel, Ziege, Rind, Huhn) sowohl, wie bei nicht domestizierten Tieren (*Elephas melitensis*, Wildschwein, Musteliden) kommen Zwergformen vor als lokale Variationen. Unter 340 Fischotterschädeln waren bei vollkommen erwachsenen Exemplaren individuelle Variationen mit einem Abstand von fast 20 mm Länge zu finden, und doch handelte es sich um eine und die nämliche Art. Die Zwergrassen würden danach nur als besonders kleine Repräsentanten der großwüchsigen Stämme anzusehen sein.

Mit Beziehung auf die Frage der Abstammung hält Schwalbe daran fest[1]), dass der sogenannte *Homo primigenius* vom Typus der Neandertal-Spyschädel „geologisch ungleich älter ist, als die Pygmäen, selbst wenn man deren Existenz in das jüngere Diluvium zurückverlegen wollte"; es kann also an eine Abstammung des großschädeligen *Homo primigenius* von Pygmäen schon aus geologischen Gründen nicht gedacht werden. Andererseits betont Schwalbe, dass auch die Form des Gehirnschädels nicht für eine Hervorbildung aus Pygmäen spricht, denn die hochaufgerichtete Stirn, der bedeutende Kalottenhöhenindex u. s. w. der letzteren fällt voll und ganz in das Formengebiet des *Homo sapiens*, während der Neandertaler morphologisch einem primitiveren, älteren Schädeltypus entspricht. Das Wahrscheinlichste sei also immer noch, dass der Neandertaler zu den direkten oder indirekten Vorfahren des rezenten Menschen gehört; Formen wie die jetzt lebenden Pygmäen können aber keinesfalls als die nächsten Vorfahren aller Menschen angesehen werden.

V.

Bei der Ausmessung von rund 10000 Wehrpflichtigen unseres Landes, in dem bei Ausscheidung der offenkundig Pathologischen die mittlere Körperlänge um das 21. Lebensjahr zwischen 160 und 175 cm zu liegen scheint, habe ich mich vergeblich bemüht, eine natürliche Gruppierung der vorhandenen Variationen aufzufinden, die es gestatten würde, die tatsächlich bestehenden Variations-

1) Vgl. hierzu G. Schwalbe, Der Neandertalschädel. Bonner Jahrbücher, Bd. CXXXIX, S. 106, 1901. — Über die spezifischen Merkmale des Neandertalschädels. Anatom. Anz., Ergänzungsheft zu Bd. XIX, S. 44, Jena 1901. — Die Stellung des Menschen im zoologischen System. Straßburger Medizin. Zeitg. 1903. — Vorgeschichte des Menschen. Braunschweig 1904.

verhältnisse näher zu ergründen. Bedingte Gruppierungen ergeben ja ein verschiedenes Bild, je nachdem, welche Grenzen man für die einzelnen Größenstufen annehmen will. Ich musste mich darauf beschränken, die realen Maße auf eine große Tafel nebeneinander zu stellen, die zeigen sollte, ob bei dem Umfang des Materials, das mir zur Verfügung stand, eine Regelmäßigkeit der Variationsstruktur hinsichtlich der Körpergröße als vorhanden angenommen werden darf.

Es ist daraufhin für die hier verfolgte Aufgabe zu bemerken, dass die Variationen des Wuchses beim Menschen nach der unteren und oberen Grenze hin wahrscheinlich nicht ein gleiches Verhalten zeigen in dem Sinne, dass gewisse Größenzustände in der Umgebung der oberen Grenze minder in ihrer Verbreitung bevorzugt erscheinen als andere, die in eine entsprechende Nähe der unteren Wuchsregion fallen.

Unter rund 7000 Einzelmaßen, die für jene graphische Aufzeichnung zunächst Verwendung fanden, gab es mindestens 5 Individuen mit einem Wuchs unter 145 cm, der auch in Gegenden mit geringerer Durchschnittsgröße schon als zwergenhaft angesehen werden muss.

Dagegen war (bei gänzlicher Nichtvertretung der Stufen von 188 und 189) nur ein einziges Individuum mit vollen 190 cm Körpergröße vorhanden; wirkliche Riesen fehlten also in diesen Beobachtungsreihen, wie zu erwarten, ganz, für die Verhältnisse unserer hiesigen Bevölkerung auch annähernde Riesen.

Dazu kommt, dass Maße unter 150 cm, die bei einem hochgewachsenen Stamme, wie dem von mir untersuchten, entschieden als auffallend klein anzusehen sind, und, wie wir früher sahen, von den meisten Beobachtern bedingungslos noch dem Pygmäenwuchse zugerechnet werden, 31mal vertreten waren, also eine Häufigkeit von fast $^1/_2\,\%$ aufwiesen.

Ich will daraufhin keine weitgehenden Schlüsse aufbauen. Aber das eine, was zunächst hervorgeht, ist die Anschauung, dass es nicht gleichgültig sein möchte, ob man eine Rasse oder Bevölkerung vom Gesichtspunkte der unteren oder der oberen Wuchsvariationen betrachtet. Man wird dabei in jedem Falle zu einem verschiedenen Resultat kommen, da die extremen Minderwüchsigen in der Variationsreihe deutlich bevorzugt erscheinen.

Es würde also ein etwaiger Versuch, der Pygmäentheorie der Menschheitsentstehung eine „Gigantentheorie“ gegenüberzustellen, worauf schon hingewiesen worden ist, meiner Ansicht nach nicht auf Erfolg rechnen dürfen.

Die Entwickelungsbedingungen der Organismen sind ja bekanntlich an und für sich derartige, dass untere Stufen überall naturgemäß in einer gewissen Mehrzahl vorhanden sein können.

Aber wenn wir vom Standpunkte der Rasse und Vererbung[1]) allein urteilen, dann würde in dem vorhin bezeichneten Verhalten der Wuchsvariationen etwas vorliegen, was, wie mir scheint, der Sergi-Kollmann'schen Lehre nicht widerspricht.

VI.

Der Nachweis prähistorischer Pygmäen ist, ohne eigentlich für die damit zusammenhängende Abstammungshypothese entscheidend zu sein, sicher ein bedeutungsvoller Schritt, falls in der Tat eine stärkere Häufung solcher Typen in weit zurückliegenden Entwickelungsepochen wahrscheinlich gemacht würde.

Während nämlich in anderen Kontinenten, wie wir sahen, noch jetzt mehr oder weniger geschlossene Zwergrassen gefunden werden, tritt dieser Typus in Europa sozusagen nur als gelegentliche Variation in der gegenwärtigen Bevölkerung, als sporadische Erscheinung auf.

Unter 45000 bayerischen Wehrpflichtigen fand Ranke nicht mehr als 43 Pygmäen unter 140 cm Körpergröße, und Quetelet hat berechnet, dass auf 1000000 französischer Konskribierter des 20. Lebensjahres etwa 1200 Individuen unter 132 cm vorkommen müssten. Für Amerika hat Gould ähnliche Feststellungen beigebracht.

Man darf im Hinblick auf Kollmann's Hypothese fragen, warum sich auf dem europäischen Kontinent allein — die Lappländer erreichen ja immerhin schon 160 cm und darüber — keine geschlossenen Gruppen von Pygmäen, keine Herde solcher, wie man sie in anderen Gebieten findet, erhalten haben?

Es ist auch schwer zu verstehen, welche Umstände in einer der unsrigen so wenig zurückliegenden Zeit, wie es das Neolithikum Mitteleuropas ist, zu einer so ausgiebigen Vernichtung der Pygmäen, auf welche die Funde in Frankreich und in der Schweiz hindeuten sollen, geführt haben möchten?

Die Sergi'sche Annahme eines einstigen Pygmäenstromes vom Süden her lässt uns hinsichtlich dieser Frage im Zweifel. Kollmann hält sich an die Funde selbst, ohne auf die Stätten der ursprünglichen Hervorbildung seiner Pygmäentypen näher einzugehen.

Falls die Wagner'sche Idee eines arktischen Schöpfungszentrums der Menschheit, die in neuerer Zeit besonders durch L. Wilser aufgenommen worden ist, einen wahren Kern hat, dann fände auch die Pygmäenhypothese darin eine gewisse Stütze. Denn die ältesten Wellen des primitiven Menschen mussten dem Ansturm

1) Dass Zwergwuchs auch beim Menschen erblich ist, weist Niceforo direkt nach. Unter 140 Zwergen von Sardinien mit einer Körpergröße unter 155 cm war Erblichkeit vorhanden bei 88 von 98 männlichen und bei 5 von 6 weiblichen Zwergen, und zwar war der Nachweis der Erblichkeit in diesen Fällen außerordentlich leicht zu führen.

neuer, jüngerer Wellen ausweichen, und es konnten sich, falls Pygmäen zuerst entstanden sein sollten, wohl nur geringe Reste von ihnen unter den späteren, besser gerüsteten Entwickelungselementen auf die Dauer behaupten.

VII.

Zum Vorteil gereicht, wie mir scheint, der Pygmäentheorie der Menschenabstammung noch ein weiterer Umstand, der, soviel ich weiß, in der Diskussion bisher nicht in diesem Sinne verwertet worden ist.

Ich meine die Tatsache, dass der Mensch seit dem Diluvium und Paläolithikum in Westeuropa von seinem ersten Auftreten an, wie es scheint, an Größe deutlich gewonnen hat.

Rahon berechnete für Frankreich	eine Körperlänge von	
Quartär	1629	cm
Neolithikum	1625	„
Protohistorische Zeit	1662	„
Mittelalter	1656—1657	„

Diese Zahlen gelten sämtlich für männliche Individuen, doch ergaben die Messungen für das weibliche Geschlecht auch das gleiche Resultat. Neolithikum 1506 cm, Protohistorikum 1539 cm, Mittelalter 155 cm.

Die Angabe, dass einige frühhistorische Völker (Merovinger, Burgunder, Gallier) größer als der moderne Mensch gewesen sein sollen, ist nicht ganz sicher. Auch wird man sich der Beobachtung erinnern, dass mittelalterliche Panzerrüstungen den modernen Durchschnittsthorax nicht umspannen.

VIII.

Die Ergebnisse der Bestimmungen des Gehirnvolums können nur mit großer Vorsicht auf die Verhältnisse der Pygmäen ausgedehnt werden.

Es darf aber als feststehende Tatsache angesehen werden, dass in sämtlichen Breiten eine gewisse Anzahl mäßig und extrem nanocephaler Menschen zu den charakteristischen und konstanten Variationen der Schädelausbildung gehört.

Verbreitung der Nanocephalie in der männlichen Bevölkerung der Erde.

Bevölkerung u. Kapazität	Nanocephale (unter 1200)	Extrem Nanocephale (unter 1100)
2681 Europäer	128 = 4,7 %	22 = 7,0 ‰
588 Asiaten	34 = 5,7 „	6 = 11,0 „
384 Amerikaner . . .	62 = 16,0 „	14 = 36,0 „
1322 Afrikaner	217 = 16,4 „	46 = 35,0 „
203 Australier	51 = 25,1 „	14 = 69,0 „

Aus meinen eigenen hierbezüglichen Untersuchungen beschränke ich mich darauf, eine Zusammenstellung der Nanocephalen unter 5000 männlichen Museumsschädeln, bei denen die Herkunft bekannt war, zu liefern, aus der man ersehen kann, dass die mäßigen Nanocephalen durchschnittlich eine Verbreitung von 9,5% auf der Erde haben, die extrem Nanocephalen sich durchschnittlich in einer Häufigkeit von 19 pro Mille vorfinden.

Beide Stufen zeigen in den verschiedenen Bevölkerungsgebieten die gleiche relative Verbreitung. Sie sind jedoch am stärksten in Ozeanien und Australien vertreten, demnächst bei den genuinen Amerikanern und auf dem afrikanischen Kontinent, am schwächsten in Europa verbreitet.

Da die angeführten Zahlenreihen entschieden auf konstante Beziehungen hindeuten, wird anzunehmen sein, dass auch die Nanocephalie, gleich dem allgemeinen Pygmäenwuchs, zu den erblichen Charakteren gehören, ein Umstand, der in gewissem Sinne ebenfalls der Kollmann'schen Theorie zugute kommt.

Der Hinweis, dass auch die Nanocephalie als Ausdruck individueller Variation bei den Rassen auftritt, hat indessen auch seine volle Berechtigung.

IX.

Im ganzen dürfte schon aus den vorstehenden Daten zu erkennen sein, dass es für den Fernerstehenden nicht leicht sein möchte, gegenüber der Sergi-Kollmann'schen Theorie eine bestimmte Stellung einzunehmen.

Es ist daran zu erinnern, dass die Bildung von Zwergrassen bei den Wirbeltieren an vielen Beispielen direkt zu verfolgen, aber nicht immer auf ihre Ursachen zurückführbar ist.

In den 70er Jahren wurde eine kleine Anzahl wilder Truthühner auf eine der Inseln in der Nähe von Kalifornien übergeführt. Sie gediehen dort ausgezeichnet, und zehn Jahre später fanden sich zahlreiche Nachkommen derselben auf der kleinen Insel, das Gewicht der Exemplare war aber auf ein Drittel des Gewichts der eingeführten Exemplare gesunken. Im Laufe weniger Generationen hatte sich hier also eine Zwergform ausgebildet[1]).

Vielleicht spielte Inzucht in diesem Fall eine gewisse Rolle. Es wird ja angenommen, dass die Wirkungen der Inzucht sich nicht nur in einer Erschöpfung des Fortpflanzungsvermögens äußern, sondern noch nach vielen Generationen zu einer Abnahme der Körpergröße führen können[2]).

Es scheinen aber auch Kreuzungen zwischen verschiedenen Arten und Rassen einen gewissen Einfluss auf die Körpergröße zu üben, und zwar ebenso beim Tier wie bei dem Menschen.

1) J. E. V. Boas, Lehrbuch der Zoologie, 1890, S. 72.
2) Vgl. hierzu Biolog. Centralbl. Bd. XIV, S. 75.

Nach den Mitteilungen von Studer existierte von der Diluvialzeit an neben dem Wolf eine kleine *Canis*-Art, welche das Verbreitungsgebiet des Wolfes teilte, aber im Süden darüber hinausging und dabei allein Gelegenheit fand, auf das australische Festland zu gelangen. Diese Art *Canis* zerfiel nun in zwei Hauptvarietäten oder Unterarten: den *Dingo* der orientalischen Region und *Canis ferox* Bourg. der Paläarktis. Es gab mittelgroße und kleinere Rassen, wie *Canis Mikii* und *hodophylax*. Diese schlossen sich zuerst dem Menschen an und wurden durch Zuchtwahl mannigfaltig verändert. Durch einfache oder wiederholte Kreuzung mit dem Wolf entstanden große Rassen an verschiedenen Orten[1]).

Den gleichen Vorgang der Entstehung großgewachsener Rassen darf man wohl auch für andere Tierarten annehmen.

Vom Menschen sind die hierhergehörigen Erfahrungen noch recht spärlich, aber einzelne Beobachtungen deuten an, dass auch der Mensch durch Kreuzung an Körpergröße gewinnen kann. Beispielsweise sollen, wie F. Boas gefunden hat[2]), Halbblutindianer größer von Wuchs sein, als Vollblutindianer, wobei die Kreuzlinge (gewöhnlich Bastarde von Indianerin und Franzose) an Größe beide Elternrassen übertreffen. —

X.

Unsere Vorstellung von der Erscheinungsweise der Pygmäen wäre keine vollständige, wenn wir uns nicht zweier Eigentümlichkeiten erinnerten, die ihnen oder einem Teil von ihnen zugeschrieben werden: Infantilismus und Degeneration.

Es handelt sich hier vor allem um die innerafrikanischen Pygmäen. Die Akka schildert uns Schweinfurth[3]) in ähnlicher Weise wie Lenz die Obongo als fast vollkommen bartlos, mit auffallend großem Kopf, der einem schwachen Halse wie einem Stengel aufsitzt, langem Rumpf und langen Armen, dickem Hängebauch, wie man ihn bei den Kindern der Araber und Egypter häufig findet, auffallend zartem Handskelett, schwachem Kinn, kugelförmigem Schädel mit kleinem Gesicht, großen Ohrmuscheln, die auch die Buschmänner haben im Gegensatz zu der schönen Ohrform der Neger. Dazu kommt ein unsicherer, schwankender Gang und eine auffallende geistige Zurückgebliebenheit. „Mein Liebling war nicht imstande", schreibt Schweinfurth (a. a. O. S. 153), „im Laufe von $1^1/_2$ Jahren, die er bei mir verlebte, so viel Arabisch zu lernen, um sich auch nur notdürftig darin verständlich zu machen, während meine anderen eingeborenen Begleiter sich in wenigen Monaten

1) Prähistorische Hunderassen in ihrer Beziehung zu den gegenwärtig lebenden Rassen. Abhandl. d. Schweizer. Paläontolog. Gesellsch. 1901, Bd. XXVIII. Zit. nach Globus Bd. LXXXI, S. 292.

2) Verhandl. d. Berlin. Gesellsch. f. Anthropol., Ethnolog. u. Urgesch. 1895.

3) Schweinfurth, Im Herzen Afrikas. 1874, Bd. II, S. 131ff.

eine bewunderungswürdige Copia vocabularum zu eigen machten. Nsewüe hat es nicht weiter gebracht, als einige Bongophrasen zu lernen, die nur mir und meiner täglichen Umgebung verständlich waren. Ganz ähnlich lauten die Berichte über die Buschmänner. Schweinfurth betont auch die eigentümliche Neigung der Akka zur Tierquälerei und zu allerhand unsinnigen Streichen (nächtliches Schießen auf Hunde im Lager u. s. w.), sowie ihre koboldartige Bosheit und ihre Freude über die abgeschnittenen Köpfe der A-Banga. Die Sprache der Akka findet er vollkommen unartikuliert.

Zu den sogenannten Degenerationserscheinungen der afrikanischen Pygmäen gehört jedenfalls nicht ihre schon erwähnte Hängebäuchigkeit, die Ascherson infolge besserer Ernährung schnell zurückgehen sah[1]). Ähnlich dürfte es sich mit der Magerkeit der Pygmäen verhalten. Was ihre gefältelte, runzelige Haut betrifft, die Buschmännern und Akkas in gleicher Weise eigentümlich sein soll, so glaubte G. Fritsch darin eine Art Rassenmerkmal zu erblicken, womit aber hinsichtlich der Degenerationsfrage nichts gesagt ist. Es wäre ja an und für sich nichts Besonderes, wenn einzelne Gruppen von Pygmäen infolge von ungünstigen Lebensbedingungen, isolierter Lage und dauernder Inzucht in Degeneration übergingen; denn analoge Erscheinungen sind auch bei großgewachsenen Rassen nicht allzu selten. Aber es geht nicht an, alle Pygmäen als Degenerationserscheinungen hinzustellen, wie man sich bei einem Blick auf die schönen Tafeln des Sarasinschen Ceylonwerkes leicht überzeugen kann.

Annales de Biologie lacustre, publiés sous la direction du Prof. Dr. Rousseau.

Tome I, Fasc. 1 (Mars 1906) mit 25 Textfiguren und 2 Karten. Bruxelles.

Am 1. Mai wird die erste belgische Süßwasserstation zu Overmeire-Donck (zwischen Gent und Brüssel) eröffnet werden. Die oben angezeigte periodische Zeitschrift ist das Publikationsorgan dieses neuen Instituts, dessen Leiter und Begründer Herr Prof. Rousseau vom Musée Royal des Sciences naturelles in Brüssel ist. An vielen Orten des Auslandes sind in jüngster Zeit biologische Süßwasserstationen errichtet worden, und eben jetzt wieder ist ein wohlhabender Privatmann in Österreich dabei, im Verein mit einer Anzahl von Gelehrten in der Nähe von Lunz bei Wien ein Laboratorium zu dem Zwecke lakustrischer Forschungen zu begründen. Und wer einen Blick auf die Literaturverzeichnisse des letztverflossenen Dezenniums wirft, der wird mit Überraschung gewahren, welche außerordentliche Menge von Publikationen aus dem Gebiete der biologischen Seenkunde jetzt vorliegen — eines Wissenschaftszweiges, von dem selbst namhafte Fachleute noch vor einer

1) Zeitschr. f. Ethnologie 1876, S. 211.

kurzen Reihe von Jahren die Ansicht hatten, dass er wohl eher als eine unterhaltende Liebhaberei, denn als eine ernste Beschäftigung zu betrachten sei, wovon fruchtbringende Resultate erhofft werden könnten.

Wie schon so oft auf theoretischem und praktischem Gebiet, so hat auch im vorliegenden Falle die unwiderlegbare Logik der Tatsachen den Sieg über die Meinungen Einzelner davongetragen. Die jüngere Generation der Naturforscher ist nunmehr definitiv für den neuen, immer mehr aufblühenden Wissenschaftszweig der Hydrobiologie gewonnen, und als die klassischen Länder, wo diese Forschungen mit dem meisten Erfolg betrieben werden, sind die Schweiz und Nordamerika zu bezeichnen. In Deutschland wird ihnen gegenüber mehr eine wohlwollende Duldung geübt, als dass sie mit jener Tatkraft gefördert würden, welche sie ihrer allgemeinen Bedeutung nach zweifellos verdienen. Die Geschichte der biologischen Station in Plön ist den Eingeweihten hinlänglich bekannt; das hiesige Institut hat bis vor wenig Jahren noch um das bloße Dasein kämpfen müssen, obgleich eine große Anzahl grundlegender Arbeiten aus ihm hervorgegangen sind, und obgleich in der bezüglichen Fachliteratur längst unumwunden anerkannt wurde, dass die Untersuchungen am Gr. Plöner See (die mit den allerbescheidensten Mitteln zur Ausführung gelangten) eine reiche Quelle von Anregung für alle diejenigen gewesen sind, welche sich dem neuen Gebiete zuzuwenden begannen. Unvergessen sei es darum, und es möge bei dieser Gelegenheit aufs neue in Erinnerung gebracht werden, dass es in erster Linie der verstorbene preußische Kultusminister Exzellenz Dr. von Gossler gewesen ist, der den wissenschaftlichen und praktischen Nutzen einer gründlichen Erforschung der Binnengewässer sofort erkannte und demgemäß zu fördern geneigt war. Und dieses ministerielle Vorgehen wurde dann sofort von Männern wie E. du Bois-Reymond, R. Virchow und Franz Eilhard Schulze mit autoritativen Empfehlungen, resp. Gutachten unterstützt. Aber der Betrieb des Plöner Instituts geschah zunächst nur mit den allerschwächsten finanziellen Mitteln, so dass wohlhabende Privatleute — insbesondere auch der verstorbene F. A. Krupp — mehrfach zur Deckung der entstehenden Kosten das Ihrige beitragen mussten. Es hat eines beträchtlichen Aufwandes von moralischer Energie und zielbewusster Arbeitskraft meinerseits und von seiten meiner gleichstrebenden Mitarbeiter bedurft, um unter so schwierigen äußeren Umständen zu beweisen, dass die uns zuteil werdenden Spenden für eine gute und nützliche Sache geopfert wurden. Dass dieses unbedingt der Fall gewesen ist, geht aus der vorliegenden Tatsache hervor, dass die lakustrische Forschung gegenwärtig nicht nur vollste Anerkennung erfährt, sondern dass sie auch von Jahr zu Jahr mehr in Aufnahme kommt.

Wenn ich mir erlaube, auf die Verhältnisse von einstmals und jetzt hier vor dem Forum der Fachgenossen mit deutlichen Worten hinzuweisen, so wird das von vielen verzeihlich gefunden werden.

Gerade die belgische Süßwasserstation, deren Entstehungsgeschichte mir bis ins einzelne bekannt ist, hat in ihrer Genesis mit ähnlichen Schwierigkeiten zu kämpfen gehabt, wie die meinige. Nun ist aber auch dort die Indifferenz gebrochen worden und es erhebt sich gegenwärtig an einem großen, seenartigen Teiche in Overmeire eine stattliche Anstalt mit hellen Arbeitsräumen und reichhaltiger Bibliothek, welche in diesem Frühling noch ihre Arbeiten beginnen wird.

Das eben erschienene I. Heft der „Annales de Biologie lacustre" hat einen Umfang von 170 Druckseiten und bringt eine längere Reihe von interessanten Aufsätzen. Als Einleitung dazu hat der bewährte Altmeister der Seenforschung, Prof. F. A. Forel in Morges, ein Programm für die in Overmeire zu betreibenden Studien aufgestellt. Dann veröffentlichen Poirier und Bryant eine Beschreibung der Gegend des Mont-Dore und der französischen biologischen Anstalt zu Besse. Diesem Kapitel folgt die Beschreibung einer brasilianischen Trichopterenlarve von G. Ulmer (einem Hamburger), welcher durch seine Arbeiten auf dem Gebiete der Phryganidenkunde hinlänglich auch in deutschen Forscherkreisen bekannt ist. Weiter schreibt K. Loppens über einige Varietäten von *Membranipora membranacea* L., die im salzigen Wasser vorkommen. G. Schneider behandelt das Thema: Über den augenblicklichen Stand der Süßwasserforschung in Finland. L. Car referiert über das Mikroplankton der Karstseen. Thiebaud und F. Favre liefern einen Beitrag zur Kenntnis der Wasserfauna des Jura. H. Schouteden berichtet über einige aspirotriche Infusorien. Die italienische Naturforscherin, Frau Dr. Rina Monti, hat sich mit einer ausgezeichneten Arbeit über ihre neuesten Forschungen in einigen Seen des Ruitor-Massivs (Italien. Alpen) beteiligt, und den Schluss bildet ein Beitrag zur Algenkunde von Kamerun, den die Herren K. Gutwinski und Chmielewski zur Verfügung gestellt haben.

Dr. E. Rousseau hat mit diesen „Annales" eine Zeitschrift ins Leben gerufen, welche ihrem ganzen Zuschnitt und ihrer äußeren Ausstattung nach, den besten Eindruck erweckt. Zusammen mit dem „Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde" bildet die neue belgische Publikation ein gutes literarisches Förderungsmittel hinsichtlich der Ausbreitung des Interesses an süßwasserbiologischen Forschungen. Ich betrachte Rousseau und seine Annales als treue Verbündete in meinem Bestreben, den lakustrischen Forschungen immer mehr Terrain zu erobern, wobei ich zum Schluss aber auch nicht unterlassen möchte, dem „Biologischen Centralblatt" für das seit Jahren hervorgetretene Wohlwollen zu danken, mit welchem es die neuen literarischen Erscheinungen auf dem Gebiete der Hydrobiologie stets berücksichtigt und seinem ausgedehnten Leserkreise durch Referate zugänglich gemacht hat.

Dr. Otto Zacharias (Plön).

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVI. Bd. 1. Juni 1906. № 11 u. 12.

Inhalt: Toyama, The Mendels laws of heredity as applied to the silk worms-crosses. — Simroth, Über den schwarzen Hamster als typische Mutation. — Fuchs, Wilhelm Roux, Die Entwickelungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft (Schluss). — Samuely, Die neueren Forschungen auf dem Gebiet der Eiweißchemie und ihre Bedeutung für die Physiologie.

Mendel's laws of heredity as applied to the silk-worm crosses.

By Kametaro Toyama.

(From the zoological institute, College of Agriculture, Tokyo Imperial University.)

On account of the greatest interest taken by the scientific world on Mendel's laws of heredity and on the discussion about their validity, following experiments on silk-worms (*Bombyx mori*, L.) may not be quite valueless, inasmuch as they show what practical application that principle may find when applied to a certain species of insects not heretofore studied in this respect.

The characters chosen for experiments are

1. colours of cocoons (yellow or white),
2. larval markings (striped, normal or no-markings),
3. forms of cocoons (spindle shaped or oblong),
4. broods (uni-, di- or multivoltine).

I.

The colours of cocoons.

Experiments were conducted with the following crosses, some of which were reared through 18 generations.

1. Siamese multivoltine whites × Siamese multivoltine yellows,
2. Siamese multivoltine yellows × Japanese univoltine whites,
3. Japanese univoltine whites × European univoltine yellows.

Every breed above cited was reared by myself during five or more generations preliminary to the breeding experiments in order to test whether it is really a pure breed which spins cocoons of a single fixed colour or not.

Since the disintegration of parent characters occurred in some of the second or third crosses the hereditary phenomena were much more complicated here than those in the first cross (Siamese whites × Siamese yellows) where no such phenomenon has been observed.

We will at first consider the simpler cases and then pass over to the more complicated ones.

A. Simpler cases.

The first cross generation.

When the "yellows" and the "whites" are allowed to breed together the first cross always gives yellow cocoons with no exception, in other words, the yellow character is dominant while the white is recessive.

The second cross generation.

The offspring raised from this yellow form of the first generation produces two kinds of cocoons, yellow and white in the proportion of three yellow to one white, namely in average:

Number of parents	White cocoons	Yellow cocoons
35	2,026 (25,03%)	6,069 (74,96%)

In individual cases, the rates between white and yellow cocoons fluctuate between 21,64% : 78,35% and 30,6% : 69,39%.

The third and the following generations.

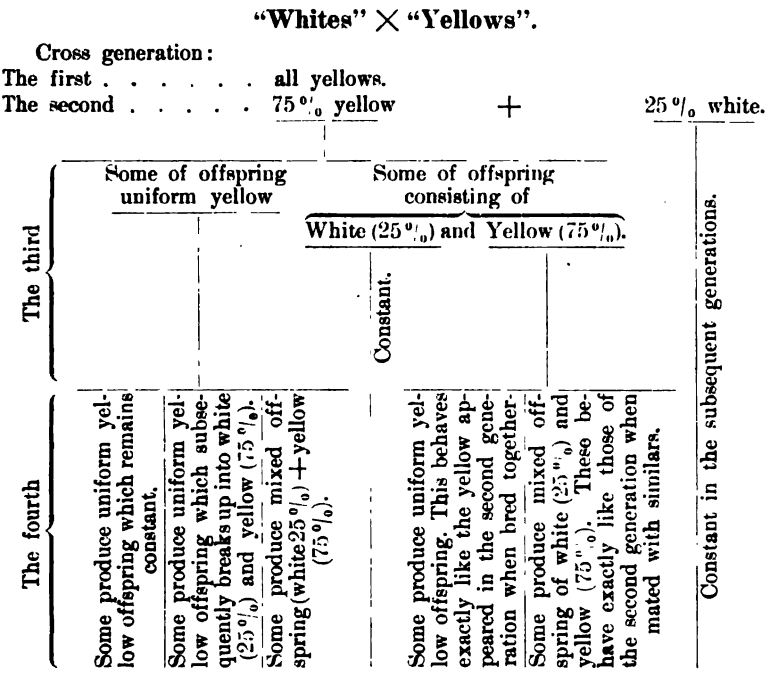
In the third and subsequent generations, the white form produces offspring, all coming true to parents without exception, while the yellow one, on the contrary, produces two kinds of offspring, one spinning only yellow cocoons (which is called A form hereafter), the other (called B form hereafter) yellow as well as white in the proportion of yellow 75,1% to white 24,8%.

Of the form A, we may distinguish two kinds, namely, 1. those which remain constant throughout succeeding generations (form α). 2. those which when paired inter se, will again split into white (about 25%) and yellow (about 75%) forms (form β).

The proportion between the form α and β is not so constant as in the case of plants experimented by Mendel, Correns, De Vries, Tschermak and others.

Of the form B, phenomena of segregation similar to those observed in the third generation are repeated in subsequent generations when similar ones are bred together.

The following table will serve to illustrate the phenomena of the segregation of their parent-characters in the offspring:



If we compare our results with those obtained by Mendel and others in plants, we easily see that both agree very well except in the two points mentioned below:

The first consists in this that in plants when a dominant character is once separated from a hybrid parent as a uniform brood, it remains constant throughout subsequent generations, while with silk-worm it is not so, in as much as the yellow form, once separated as a uniform offspring, sometimes produces a mixed offspring subsequently. The second point of the difference is that the proportion between pure and hybrid dominant forms which appears in the third generation does not remain constant.

This discrepancy may be due to the following causes:

In the second cross generation, as Mendel taught us, there are two kinds of dominant forms, one pure dominant or D, another

hybrid dominant or DR. Now since in our case there is no means of distinguishing pure yellow (= pure dominant) from hybrid one, the crossing of these forms at random is the necessary result and we may reasonably expect to get three combinations, D × D, DR × D and DR × DR. In the former two combinations, all offspring exhibit the dominant character, while one of them (DR × DR), when mated together, will produce mixed offspring. This may serve to illustrate the first discrepancy above cited.

Similarly, from random mating within the forms D and DR, it will not be expected be produced D × D and DR × D in a constant proportion, which may explain the second of the discrepancies under discussion.

B. Complex cases.

The first cross generation.

In crossing Japanese "whites" with Siamese "yellows" or Japanese "whites" with European "yellows", the first generation gives always yellow offsprings as usual.

The second cross generation.

When these yellow forms are paired inter se, there are produced four kinds of cocoons, 1. pure yellow, 2. pale-pinkish-yellow or flesh-coloured, 3. greenish white and 4. pure white, the proportion in each mating being yellow 70: flesh 21: greenish white 24: pure white 12: which coincide fairly well with what we expect according to Mendel's law, i. e., yellow 72: flesh 24: greenish white 24: pure white 8.

The third generation.

Of these four forms mated like with like, we have observed very interesting phenomena of the segregation of the colours, which will be described as follows:

1. The pure white form. This is constant from its very first appearance. As far as our experiments go, we have never observed even a single case of coloured ones among its offspring.

2. The yellow form. This form displays phenomena of segregation and combination of various forms which are far more complex and interesting.

Of 10 parents mated with similars, (A) one parent produced the uniform yellow offspring, (B) four parents mixed offspring of white (23,35 %) and yellow (76,64 %), (C) two parents mixed offspring of yellow (74,24 %) and flesh coloured (25,75 %) and (D) the rest a mixture of four forms, white and greenish white (23,98 %), yellow (56,43 %), and flesh coloured (19,57 %).

Quite a similar phenomenon has been observed in the next

generation, when the yellow forms derived from Group (D) were bred together.

In the third generation we have missed that mixed form consisting of four different kinds of worms, which is probably due to the scarcity of worms reared.

It will be not uninteresting to mention here that of the mixed offspring consisting of yellow (74,24 %) and flesh coloured (25,75 %), we learn, after three generations experiments, that the relation between the yellow and the flesh is quite similar to that of yellow and white, the yellow being dominant and the flesh recessive in Mendel's sense.

3. The flesh-coloured form. When mated together, the segregation of the parent-characters into white and flesh took place in the proportion of the first 25,2 % and the second 74,7 %. Their posterity behaved exactly like the white × yellow in simpler cases before mentioned.

4. The greenish white form. With this form, we also observed the segregation of white and greenish white forms. We have abstained however, from calculating their numbers, since it is difficult to separate dirty white cocoons and light greenish white ones. We have good reason to believe, however, that they will display similar phenomena of heredity as those forms above enumerated.

The following table will give a clear conception as regards the mutual relations between these four forms.

It will probably suffice to say now that every phenomenon displayed by these crosses during six generations accords very well with Mendel's law of mono- and dihybrids.

C. Offspring of cross-breds when crossed with one of the original forms.

When cross-bred yellow forms in the fourth generation of the Siamese "whites" × Siamese "yellows" were crossed with the original white forms or Siamese "whites", some of them produced uniform yellow offspring while others both yellow and white in the proportion 821 : 825 or nearly 1 : 1.

In the second generation when each of the yellow forms we paired inter se it splits up into white (24,52 %) and yellow (75,47 %).

On the contrary, when it is crossed with original yellows or Siamese "yellows" it gave uniform yellow offspring through two generations.

The results above quoted may be explained after the Mendelian law. As the cross bred yellow forms in the fourth generation are D or DR, as already stated, the crossing with "whites" or R will produce: D × R = hybrid yellow or (D + R) R = yellow 50 % + white 50 %. In the second generation, therefore, all the

yellow form mated with similars will produce (D + R) (D + R) = white 25% and yellow 75%, with which the actual figures obtained agree fairly well.

On the contrary, when we cross them with pure yellow form or D, the following combinations may be expected in the first crosses. 1, (D + R)D; 2, D × D. Both are dominant forms. In the second generation paired with similars, $(D + R)^2$, (D + R)D and D × D will be produced, in which the latter two (D + R)D and D × D will exhibit dominant character. So, if we rear only a portion of the offspring, it might occur not improbably that only these latter combinations are kept for experiments and in this case the offspring will obviously again display the dominant character in the second generation. Our results are possibly due to such cause.

The general conclusion to be drawn from all above given is that the colour characters of the cocoon of the silk-worm strictly follow the Mendel's law.

II.

The various larval markings.

Results closely similar to those above stated with the colours of cocoons were obtained with various larval markings of the silk-worms when we crossed different breeds having particular larval markings.

The breeds chosen for the experiment are 1. "pale whites" characterized by the absence of markings of any kind except on the dorsal surface of the first and second segments where their faintest trace may be detected, 2. "striped whites" which are characterized by the possession of dark striped markings on each intersegmental region from the third to the last segment. Besides these there are the normal markings on the dorsal part of the first and second segments, while those semilunar markings which are common on the dorsal part of the eighth segment of the normal breed are wanting.

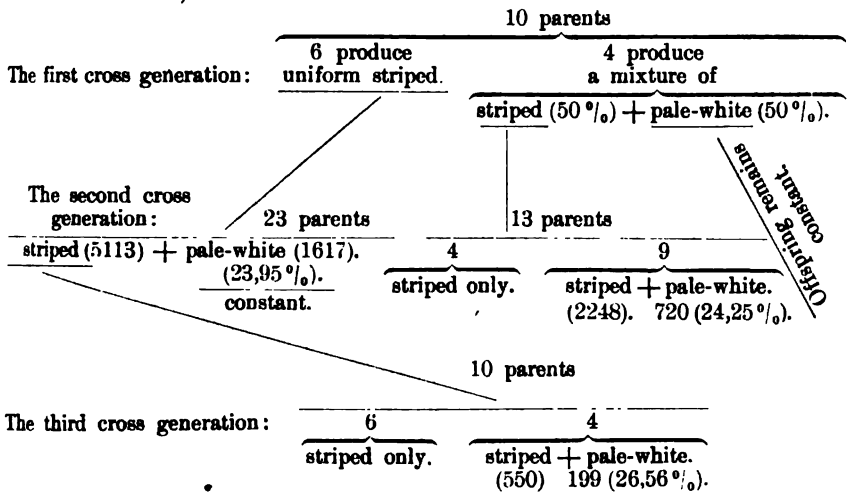
The former breed remains constant, while the latter often produces some pale white worms and so is to be considered as a cross-bred form between the "pale white" and the "striped white" breeds.

The first generation of the reciprocal crosses between these two breeds gave rise to two kinds of offspring, one consisting simply of striped individuals, another consisting of striped as well as pale white (striped worms 528 and pale white worms 528 that is to say, approximately in the proportion of 1 : 1).

In the subsequent generations, the pale white forms which have appeared in the first cross remain constant, breeding true to

parents while the striped forms, when paired inter se, split up into the pale white and striped forms, as do the yellow × white.

Thus,



This is an example of crossing cross-bred dominant forms with the original recessive form.

So it was ascertained that the larval markings of the silk-worm obey the Mendelian laws of heredity, as it is the case with the colours of cocoons.

III.

Dihybrids.

A. Crosses between no-marking yellow breed and striped white breed.

In this reciprocal crosses, both parents possess two antagonistic characters, larva without markings and yellow cocoons in one breed, striped larva and white cocoons in the other.

The former breed is pure, while the latter sometimes produces no-marking white worms or a cross-bred form between "striped whites" and "no-marking whites".

The first cross generation.

In the first reciprocal crosses, the offspring produced by twenty one parents were all striped yellow, while the rest (13 parents) produced a mixed offspring consisting of striped yellow (1918) and no-marking yellow worms (1869) and so approximately in the proportion of 1 : 1).

The second generation.

The second generation mated with similars presented the typical Mendelian phenomenon of the segregation of the parent characters.

Each mating of the striped yellow forms produced four different kinds of worms, 1. no-marking white or pale white, 2. no-marking yellow, 3. striped white and 4. striped yellow.

Thus 35 parents of striped yellow forms gave:

1. no-marking white worms . . . . . 691 (6,1 %),
2. no-marking yellow worms . . . . 2099 (18,53 %),
3. striped white worms . . . . . 2147 (18,96 %),
4. striped yellow worms . . . . . 6385 (56,38 %).

Each of the no-marking yellow matings also gave two kinds of worms in the following proportion:

1. no-marking white worms . . . . . 252 (25,22 %),
2. no-marking yellow worms . . . . . 747 (74,77 %).

The third generation.

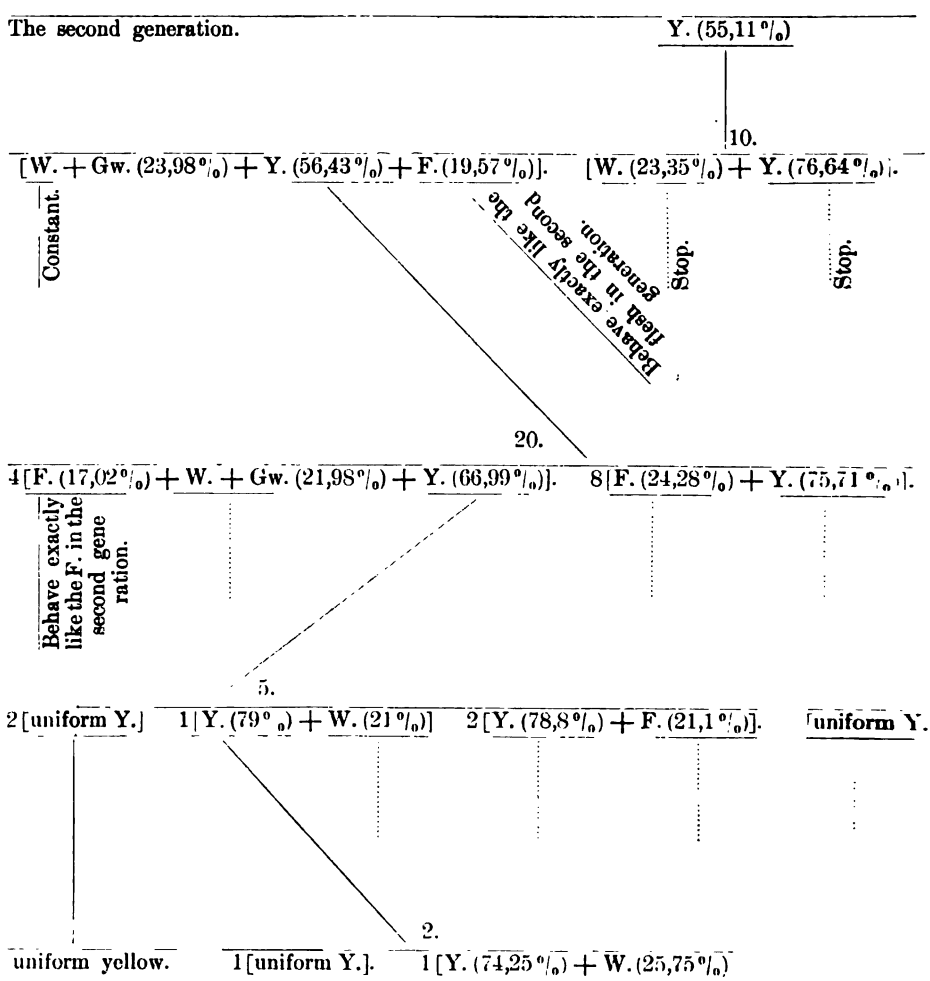
In the third generation derived from the inter se breeding, each of those forms above enumerated exhibited the following segregation and combinations of characters:

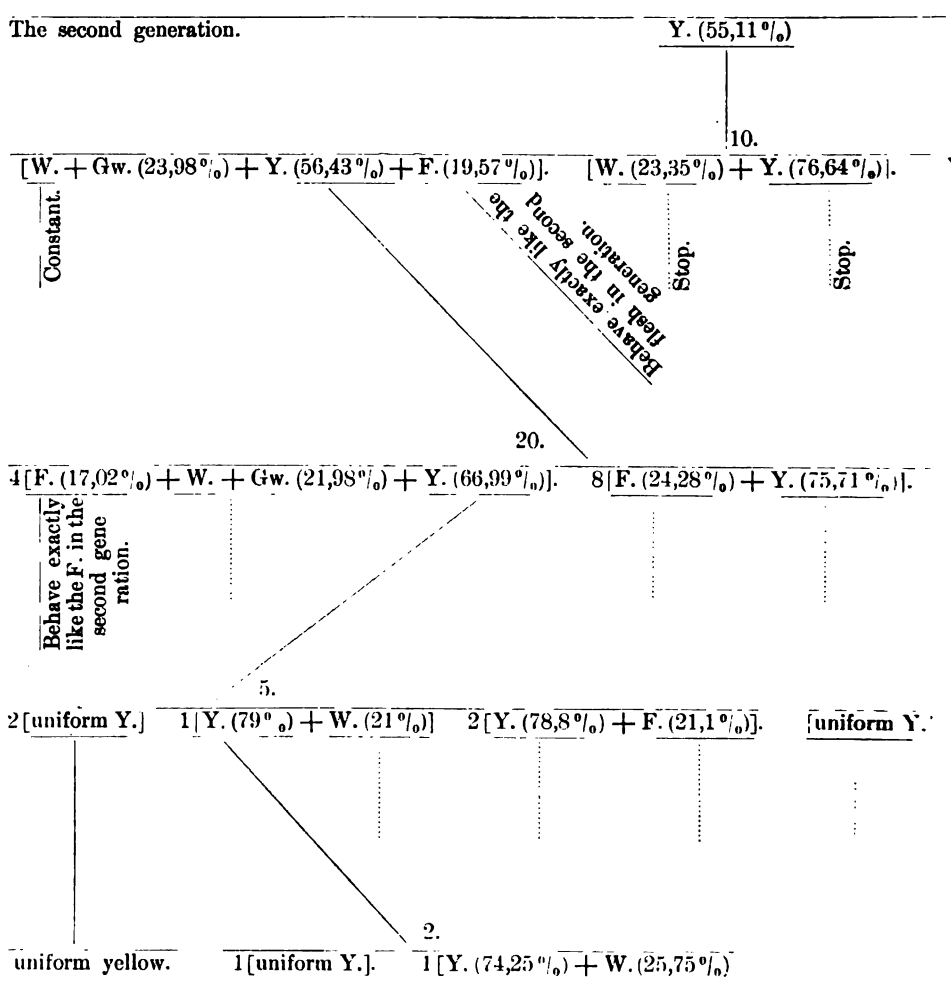
1. No-marking white forms produce offspring similar to parents, without any exception.
2. Of 15 no-marking yellow parents mated with similars, 8 produced uniform no-marking yellow broods, while the rest (7 parents) produced mixed broods consisting of no-marking yellow (1507 = 76,73 %) and no-marking white (457 = 23,26 %).
3. Of 16 striped whites, we got the following results: 7 parents produced offspring entirely similar to the parents, 9 parents produced mixed offspring (striped white 1698 = 77,11 % and no-marking white 504 = 22,88 %).
4. Of 21 matings of striped yellow forms, 8 matings produced the striped yellow offspring; 3 matings produced mixed offspring of striped white (240 = 26,17 %) and striped yellow (677 = 73,82 %); 8 produced the mixed offspring of striped yellow (1475 = 74,2 %) and no-marking yellow (513 = 25,8 %); and lastly two matings produced four kinds of worms, the average proportion being:

striped white . . . . . 90 = 15,36 %,
no-marking white . . . . . 43 = 7,34 %,
striped yellow . . . . . 326 = 55,72 %,
no-marking yellow . . . . . 126 = 21,53 %.

Posterity of these various forms.

By removing all other forms during four generations we have succeeded to establish a constant striped yellow form. Hence from


The first generation.
The second generation.
Y. (55,11 %)
10.
[W. + Gw. (23,98 %) + Y. (56,43 %) + F. (19,57 %)].
[W. (23,35 %) + Y. (76,64 %)].
Constant.
Stop.
Stop.
Behave exactly like the second generation.
20.
4[F. (17,02 %) + W. + Gw. (21,98 %) + Y. (66,99 %)].
8[F. (24,28 %) + Y. (75,71 %)].
Behave exactly like the F. in the second generation.
5.
2[uniform Y.]
1[Y. (79 %) + W. (21 %)]
2[Y. (78,8 %) + F. (21,1 %)].
[uniform Y.
2.
uniform yellow.
1[uniform Y.].
1[Y. (74,25 %) + W. (25,75 %)


The first generation.
The second generation.
Y. (55,11 %)
10.
[W. + Gw. (23,98 %) + Y. (56,43 %) + F. (19,57 %)].
[W. (23,35 %) + Y. (76,64 %)].
Constant.
Stop.
Stop.
Behave exactly like the second generation.
20.
4[F. (17,02 %) + W. + Gw. (21,98 %) + Y. (66,99 %)].
8[F. (24,28 %) + Y. (75,71 %)].
Behave exactly like the F. in the second generation.
5.
2[uniform Y.]
1[Y. (79 %) + W. (21 %)]
2[Y. (78,8 %) + F. (21,1 %)].
[uniform Y.
2.
uniform yellow.
1[uniform Y.].
1[Y. (74,25 %) + W. (25,75 %)

the crosses between "striped whites" and "no-marking yellows" we have produced two new breeds quite different from the parents, viz "striped yellow" and "no-marking white".

As we see, the results obtained with these crosses afford an excellent illustration for Mendel's principle of dihybrids and will serve as a verification of his law.

B. Modified cases of dihybrids.

This series of experiments gives us very interesting combinations and segregations of parent-characters in the offspring. As far as I am aware, such cases seem to have been never observed.

Breeds chosen for the crossing are 1. "Japanese normal marking whites" and 2. "Siamese striped whites" before mentioned. Both are, however, not pure breeds, sometimes they produce no-marking worms. Thus we must consider them to be cross-bred forms.

The first cross generation.

The reciprocal crosses gave at first three kinds of offsprings. Of 10 parents

A. 4 parents produced uniform offspring consisting of striped white worms only.

B. 3 parents produced mixed offspring, consisting of

striped whites	482 = 47,11 %,
Japanese normal markings . .	541 = 52,88 %,
i. e. approximately 1 : 1.	

C. 3 parents produced mixed offspring, consisting of

striped whites	352 = 48,21 %,
Japanese normal markings . .	196 = 26,84 %,
no marking ones	182 = 24,93 %,
i. e. approximately 2 : 1 : 1.	

The second generation.

In this generation, we kept for experiments only those which produced in the last generation simply striped whites. Each of these parents mated with similars gave three kinds of worms, striped, normals and no-marking ones in the average proportion of

striped whites	2366 or 74,75 %,
Japanese normal marking ones . .	597 „ 18,86 %,
no-marking whites	202 „ 6,28 %,

that is to say, striped whites 12, Japanese normals 3, no-marking whites 1.

The third generation.

In this generation, we again kept only "striped whites" for experiments. They produced the following four kinds of offsprings:

A. Mixed offspring of "striped whites" (102 = 74,9 %), and Japanese normal marking ones (34 = 25 %).

B. Mixed offspring of "striped whites" (155 = 73,81 %), "Japanese normals" (40 = 19,04 %) and no-marking whites (15 = 6,14 %).
C. A mixture of "striped whites" (283 = 62,74 %), "Japanese normals" (86 = 19,07 %) and no-marking whites (82 = 18,18 %).
D. A mixture of "striped whites" (103 = 76,86 %) and no-marking whites (31 = 23,13 %).

The fourth generation.

We have reared striped worms and Japanese normal marking ones from B and C in the last generation.

Some of the "striped whites" came true to parents, some produced a mixture of striped (73,43 %) and „Japanese normals" (26,56 %), while the rest a mixture of striped (78,23 %) and no-marking white worms (21,76 %).

Similarly, some of the "Japanese normals" produced simply the offspring similar to parents, while the rest produced mixed broods of "normals" and no-marking worms in the proportion of 76,54 % and 23,45 %.

It is of some interest to note here that as the result of this cross, we have procured in the subsequent generations a constant striped breed characterized by possessing those semilunar markings on the dorsal part of the eighth segment, which are entirely wanting in the original striped breed, while in the Japanese normal breed they exist as constant and distinct markings.

Thus we may say that we have succeeded in combining two parent-characters into one form.

It must not also be omitted to mention that in the crosses between Japanese "normals" and European striped breeds we have obtained worms in which the left and right half of the body exhibited the maternal and paternal characters respectively.

Now we will examine whether these complicated phenomena of segregation accord with the Mendelian principle or not.

Since both breeds[1]) used for experiments are not pure, the dominant forms selected at random may be either pure dominant (S in the striped breed, C in the Japanese "normals") or hybrid dominant (SN in the striped breed, CN in the Japanese "normals").

Hence in the first crosses between striped and Japanese "normals" we may have the following combinations:

1. (G + N) S = a mixture of two seemingly striped forms in equal proportion.
2. (S + N) C = a mixture of 50 % of the seemingly striped forms and 50 % of seemingly normal forms.

1) S = pure striped; C = Japanese pure normal ones; N = pure no-marking form; CN or SN = hybrid form of these two characters.

3. $S \times C$ = seemingly striped forms alone.

4. $(S + N)\ (C + N)$. In this cross, we take for granted that both characters in parentheses sometimes behave as a whole character, sometimes as separate characters. In the former case, the result would be $(C + N) + (S + N) = (C + N + S)$, so that one dominant character or striped character will appear as an active component, which necessarily results in the uniform striped offspring. In the latter case, i. e. $(C + N)\ (S + N) = CS + SN + CN + NN$, two striped worms (50 %), one "normal" (25 %) and one no-marking one (25 %) will be the result.

Thus, from this crossing we may expect to get the following offspring:

1. uniform striped offspring.
2. mixed offspring consisting of striped and "normals" in the proportion of 1 : 1.
3. A mixture consisting of two striped worms (50 %), one "normal" (25 %) and one no-marking worms (25 %). We will see that these figures agree fairly well with those actually obtained.

In the second generation, when the striped offspring (Nr. 1) are mated together, we may develop the following formulae:
$(C + N) + (S + N) \times (C + N) + (S + N) = (C^2 + 2CN + N^2) \times (S^2 + 2SN + N^2) = CS^2 + 2CNS^2 + N^2S^2 + 2CNS^3 + 4CN^2S + 2SN^3 + CN^2 + 2cCN^3 + N^4 = 12$ stripes $+ 2$ "normals" $+ 1$ no marking from which we estimate that

striped worms . . . . . $^{12}/_{16}$ or 75 %,
normal worms . . . . . $^{3}/_{16}$ or 18,75 %,
no-marking worms . . . . . $^{1}/_{16}$ or 6,25 %.

This illustrates clearly the phenomena actually obtained in the second generation.

Similar reasoning will serve to illustrate the behavior of the posterity of these crosses.

* * *

The facts and considerations above referred to may furnish a further proof for the verification of the Mendelian principles and lead us to conclude that Mendel's laws may be applied, with equal exactness, to plants as well as animals.

IV.

Forms of cocoons.

In the crosses between Siamese (cocoons, spindle in shape, pointed at one or both ends, without constriction in the middle, with much floss) and Japanese (cocoons, cylindrical or oblong in shape, with rounded ends, and with a constriction in the middle,

floss very small) breeds, the cocoons produced in the first cross are generally spindle shaped except a few which are elongated oval or ellipsoid.

The second generation derived by pairing inter se was, however, composed of a diversity of forms, of which spindle-shaped, oval or ellipsoid forms were most abundantly formed. Some of them had a constriction in the middle and there was no Japanese oblong form. Besides those above enumerated there were many intermediate forms which could not be separated from one another.

Of these, some such as oval or ellipsoid became nearly constant after the selection of several generations. On the contrary, the spindle-shaped form became hardly constant, so it always produced some other forms. The Japanese oblong form appears to behave very rarely as an active character, so it was impossible to me to trace its hereditary behaviour.

According to our experiences hitherto obtained through a long series of generations, we may say that of those forms above enumerated, the spindle-shaped or conical form predominates over others. Next ranks the oval or ellipsoid form and lastly comes the oblong or cylindrical form.

The brood characters.
(such as uni-, di-, tri- or multivoltine etc.)

The reciprocal crosses between multivoltine and univoltine breeds or univoltine and divoltine breeds gave, in the first crosses, pure maternal offspring, sometimes pure paternal, rarely a mixture of both parent-characters, as the following tabular statements show:

I. A. Japanese univoltine ♂ × divoltine ♀. Eggs laid all divoltine.
I. B. Japanese univoltine ♀ × divoltine ♂. Eggs laid all univoltine.

II. A. European univoltine yellow ♂ × Japanese divoltine ♀. Eggs laid all divoltine.
II. B. European univoltine yellow ♀ × Javanese divoltine ♂. Eggs laid all univoltine.

III. A. Japanese univoltine ♀ × divoltine ♂. Eggs laid all divoltine, or paternal.

IV. A. Japanese divoltine ♀ × Siamese multivoltine ♂. Eggs laid all multivoltine, or paternal.
IV. B. Japanese divoltine ♂ × Siamese multivoltine ♀. Eggs laid all univoltine, or paternal.

Both of these cross-bred forms do not breed true to parents but split again into their parent-characters in the subsequent gene-

rations, though bred from similar parents. The most careful selection pursued through five generations was not sufficient to get rid of the occurrence of the antagonistic characters.

Summary.

From the foregoing facts and considerations we come to the following conclusions:

1. Of various characters of silk-worms, some strictly follow Mendel's laws (colours of cocoons, larval markings etc.), while the others obey certain other laws which are not to be exactly formulated as those of Mendel. (Compare the results of Mendel, De Vries, Correns, Tschermak, Bateson and Saunders etc.).
2. No single instance has been observed in which irregular cases of Mendelian phenomena take place as Correns, Bateson and Saunders, Tschermak etc. have observed in animals and plants.
3. As the result of crossing the disintegration of parent-characters takes place. Each character thus produced behaves exactly like an independent character, breeding true to parents.
4. Conversely, the combination of two characters takes place and the form produced remains constant, when bred together.
5. Thus we may accept Bateson's "allelomorphs" with good reason.
6. The behaviour of a character when crossed, however, depends in some degree upon the characters of its ancestors, since in one case (Siamese "whites" × Siamese "yellows") no disintegration of the parent-characters takes place, while in other cases (Japanese "whites" × Siamese „yellows" or Japanese "whites" × European „yellows") it may often be observed (see Weldon's opinion).
7. Of characters belonging to Mendelian categories, we may mention the following. —

   With regards to the colours of cocoons, the yellow character is the most dominant, next comes the flesh coloured one and then the greenish white, and lastly the pure white which is therefore to be considered as recessive.

   As to the larval markings, the striped one comes first, next ranks the Japanese normal one and lastly the no-marking one. Thus the first and the last are to be considered as absolutely to be dominant and recessive respectively, those intermediate are relatively so, for they act as recessive towards the first, but as dominant towards the last.

   Those characters exhibit every combination of characters according to the Mendelian formulae.

8. Of the non-Mendelian characters the phenomena displayed by the forms of cocoons remind us those of Hieracium-crosses mentioned by Mendel and possibly may be counted as one of these examples.
9. Sometimes it happens that both dominant and recessive characters, even sexual ones, appear as active characters in an individual body.

Tokyo, February, 1906.

Über den schwarzen Hamster als typische Mutation.

Von Dr. Heinrich Simroth (Leipzig-Gautzsch).

Als ich im vorigen Jahre an dieser Stelle[1]) eine Anzahl Tiere zusammenstellte, welche unter den Einflüssen der letzten warmen Sommer deutliche Abänderung in der Färbung zeigten, hatte ich unter den Säugern den gemeinen Hamster zu nennen, der im Saaltale auf einer bestimmten Dorfflur gänzlich schwarz auftrat. Es ist mir inzwischen gelungen, die Angelegenheit etwas weiter zu verfolgen; und das Ergebnis scheint in hohem Maße beachtenswert.

Auf die Örtlichkeit komme ich unten zurück und bemerke zunächst nur, dass es sich um einen besonders warmen Winkel von Mitteldeutschland handelt.

Durch Vermittelung des Herrn Dr. Thiem gelang es uns im Frühjahr 1905, drei junge Tiere lebend zu erhalten, von denen ich eins eine Zeitlang besessen habe. Daraus geht schon hervor, dass die Form an Zahl zugenommen hat. Doch will das viel weniger besagen, als der Umstand, dass sich der Jagdpächter jener Flur im vorhergehenden Winter einen Pelz lediglich mit schwarzen Hamsterfellen hat füttern lassen, gewiss ein sprechender Beweis. Es handelt sich um eine gesetzmäßige Erscheinung. Dazu kommt in erster Linie die absolut übereinstimmende Färbung. Die Tiere sind vom reinsten Schwarz wie der Maulwurf, doch mit charakteristischen weißen Abzeichen. Die Pfoten bleiben gleichmäßig weiß behaart, ebenso die Lippen, so dass die Schnauze weiße Ränder hat, mit einer medianen Verlängerung des weißen Feldes am Kinn. Es sind das dieselben Abzeichen, die auch der *Cricetus nigricans* Brandt zeigt, nach dem hübschen Bild von Keulemans[2]). Dazu kommt noch ein feiner weißer Saum am Rande der sonst schwarzen und schwarzbehaarten Ohrmuschel, der ihr einen silberglänzenden Hauch verleiht.

---

1) Simroth. Über einige Folgen des letzten Sommers für die Färbung von Tieren. Diese Zeitschr. 25, 1905, S. 216—225.

2) Alfred Newton. On Cricetus nigricans as a European Species. Proc. Zool. Soc. London 1870, S. 331 u. 332, Pl. XXVI.

Wir haben somit etwas anderes vor uns als die gewöhnlichen Varietäten, von denen Brehm (Tierleben, II. Aufl., Bd. II, S. 369) bemerkt: „manche sind ganz schwarz, andere schwarz mit weißer Kehle, grauem Scheitel, die hellen Spielarten blass graugelb mit dunkelgrauer Unterseite und blassgelbem Schulterfleck, andere oben mattfahl, unten lichtgrau, an den Schultern weißlich; auch vollständige Weißlinge werden zuweilen gefunden." Freilich lässt sich kaum beurteilen, ob auch bei den mannigfachen Abänderungen eine bestimmte Gesetzmäßigkeit besteht oder nicht. Dazu müsste ein großes Material vorliegen, das kaum irgendwo und irgendwie zusammenzubringen wäre. Es scheint fast, als ob die Änderungen typischen Normen folgten, im Eimer-Lamarck'schen Sinne, nach den Gesetzen des organischen Wachsens. Wenigstens wird von Brehm nichts von unregelmäßig gescheckten Stücken gemeldet, wie wir sie doch bei Nagern so häufig auftreten sehen, beim Meerschweinchen, bei Mäusen u. dgl., oder wie sie unter den Amseln so häufig sind. Aus der Leipziger Gegend zog Herr Dr. Thiem im letzten Sommer einen gewöhnlich gefärbten Hamster auf und zwar von sehr früher Jugend, denn er war noch blind und wurde aus einer Milchflasche mit Gummihütchen ernährt, wie sie für die Puppenstube hergestellt werden. Beiläufig zeigte sich die hohe Selbständigkeit, die gerade für den Hamster bezeichnend ist, schon auf dieser frühen Stufe; das Tierchen saß, noch angelehnt, aufrecht auf den Hinterbeinen und hielt sein Fläschchen ohne fremde Hilfe in den Vorderpfoten. Und dieses Tier zeigte auch eine gewisse Abänderung insofern, als es beim Heranwachsen auf dem Rücken immer heller und heller geworden ist, natürlich ohne dabei die Zeichnung, d. h. die symmetrische Farbenverteilung zu ändern. Ich komme darauf zurück.

Wie dem auch sei, unsere massenhaften schwarzen Hamster stimmen alle bis aufs kleinste miteinander überein, das Schwarz ist nur die Steigerung des in der Norm schon auf der Bauchseite vorhandenen Schwarz, so gut wie die ganz schwarze Brandmaus von 1904 (l. c.), nur die schon vorhandene Färbung des Rückenstreifens über die ganze Oberfläche ausgedehnt hat. Bei dieser aber ist keine weiße Stelle mehr geblieben, während die Bezeichnung des Hamsters als schwarz doch nur mit einer gewissen Einschränkung zu nehmen ist.

Soviel ich sehe, stellt die schwarze Varietät nur das Ende einer gesetzmäßigen Reihe vor. Ich greife von ihr einige heraus, deren genaue Beschreibung mir vorliegt.

In Syrien lebt der Goldhamster *Cricetus auratus*. Kleiner als der gemeine und langschwänziger, glänzt er in einem langen, seidenweichen, tief goldgelben Pelze, welcher an der Unterseite in Weiß übergeht.

Cr. nigricans Brandt ist auf dem Rücken bis zu den Seiten hinunter dunkler, doch wohl bloß so, dass es sich um die Spitzen der Grannenhaare handelt, die z. T. auch beim gemeinen Hamster schwarz sind. Ein Backenstreifen ums Auge hat dieselbe Färbung. die Stirn ist heller grau. Die unteren Seiten des Kopfes sind ebenso wie der Bauch gelb, die Füße bleiben weiß. Schwarz ist ein schwacher Streifen hinter dem Ohr, namentlich aber die Kehle. die einen großen breiten tiefschwarzen Fleck hat. Das Tier geht von Dagestan vereinzelt bis Ostbulgarien.

Hier schließt sich nun der gemeine Hamster, *Cr. vulgaris* an, bei dem die ganze Unterseite schwarz ist. Und dessen höchste Steigerung stellt unser schwarzer Hamster dar. Der gemeine Hamster hat jetzt seine Westgrenze am Rhein, seine Ostgrenze am Ob. Früher, vor der Eiszeit, reichte er nach Mehring bis Verona, Pisa, Paris, so gut wie sich damals mehrere Hamsterarten in Deutschland fanden, die wir aber wegen der Unkenntnis ihrer Färbung notwendigerweise unberücksichtigt lassen müssen. Jetzt überschreitet der Hamster die Alpen nicht, er fehlt sogar in Nieder- und Oberbayern, in Ost- und Westpreußen gänzlich, hat aber am Harz und in Thüringen seine Hauptdomäne. Östlich und südöstlich geht er durch Polen, Ungarn, das mittlere und südliche Russland.

Ehe ich auf die Deutung aller dieser Dinge mich weiter einlasse, möchte ich noch einmal des Fuchses Erwähnung tun. Ich habe bereits voriges Jahr darauf hingewiesen (l. c.), dass er in den Mittelmeerländern, genau wie bei uns der Hamster, auf der Unterseite schwarz wird, *Canis vulgus melanogaster*. Ich hätte damals aber noch präziser sein können. Denn schon im Leunis ist zu lesen, dass nicht die Mittelmeerländer schlechtweg seine Heimat bilden, sondern ganz speziell Italien, Sizilien, Sardinien und Korsika, d. h. in aller Schärfe das Gebiet unter dem Schwingungskreis, der gerade zwischen Italien und den großen Inseln hindurchgeht. Damit erhalten wir auch für den Hamster einen näheren und ganz bestimmten Anhalt und sind imstande, von der Entstehung und Weiterbildung der Gattung uns ein einigermaßen klares Bild zu machen.

Nehring redet von der weiteren westlichen und südlichen Verbreitung in pleistocänen Ablagerungen, also während der Eiszeit. Damals lagen wir weiter nördlich, die Gegend von Verona dagegen war etwa in unsere Breite gerückt, d. h. der Hamster hat immer, gerade wie jetzt, in der Breite von Mitteldeutschland sein Hauptquartier gehabt. Hier ist er entstanden und immer geblieben, gleichgültig, welche Orte bei der Pendulation gerade in diese Lage rückten. Von hier aus hat er sich während der Eiszeit auf denselben Breitegraden nach Osten verschoben. Hier hat er seine Aus- und Umfärbung erreicht. Anfangs hell, hat er allmählich schwarze Elemente in seine Zeichnung aufgenommen, so dass

etwa aus dem *Cr. auratus* der *Cr. nigricans* entstand, den wir jetzt im Osten treffen. Diese Umfärbung hat sich bereits in südlicherer Lage unter dem Schwingungskreise vollzogen. Nachher ist, gerade bei uns, das Schwarz gesteigert und, ebenfalls bereits vor der Eiszeit, der *Cr. vulgaris* gebildet, und jetzt scheint dieser im Begriff — vorausgesetzt, dass die Wärmeperiode anhält —, in den schwarzen Hamster, *Cr. vulgaris niger*[1]) umzuschlagen. Freilich ist es nicht eben wahrscheinlich, dass die Form sich dauernd erhält, eben weil die Klimaänderung nicht gleichmäßig, sondern nur stoßweise erfolgt, etwa im Zusammenhange mit der Sonnenfleckenperiode. Aber ich möchte betonen, dass wir's in der Form mit einer typischen Mutation, die vermutlich in kürzerer oder längerer Zeit zur Artbildung führen wird, zu tun haben. Es ist ein Sprung, wie wir ihn bisher in den letzten Jahren von seiten der Botaniker, bezw. durch de Vries, kennen gelernt haben, viel schärfer, als er mir von irgend einem anderen Tier bekannt ist.

Und dazu noch ein paar Bemerkungen. Es ist möglich, dass mit dieser Mutation nicht nur äußerliche Veränderungen in der Färbung gegeben sind, sondern auch innere anatomische. Das Stück, welches ich besaß, hatte viel weiter hervortretende Augen, als einer von gemeiner Färbung. Sie glichen, wie bei der Waldwühlmaus, großen schwarzen Perlen. Dazu kam eine schlankere Figur. Sie zeigte sich namentlich beim Sitzen auf den Hinterbeinen. Hier erschien das Hinterteil durchaus nicht in der Weise verbreitert, wie beim gemeinen Hamster. Inwieweit sich's um innere Unterschiede handelt, namentlich am Skelett, wollen wir später zu verfolgen suchen.

Nebenbei noch eine Bemerkung über das Temperament dieses Hamsters. Er war von so außerordentlicher Zahmheit, wie sonst nur die Waldwühlmaus, ließ sich beliebig mit den Händen bearbeiten, kroch mit Vergnügen durch den Rockärmel, spielte frei auf dem Rasen und ließ sich wieder greifen, kurz er schien keine Ahnung von der Kraft seines Gebisses zum Angriff zu haben. Da mit einem Male, ohne jede äußere Veranlassung, brach die alte Hamsternatur durch. Er setzt sich auf die Hinterbeine, faucht, springt seinen Pfleger an, versetzt ihm einen derben Biss in die Hand und verschwindet im nächsten, dicht bewachsenen Beet. Da die Dämmerung schon hereingebrochen war, gelang es nicht, sich seiner wieder zu bemächtigen; er ist wohl nach dem nahen Felde entkommen.

Noch ein Wort über die Entstehung der Form. Der Hamster-

1) Schreber, der bereits die Form, ganz in Übereinstimmung mit meiner Schilderung, doch das Schwarz nicht intensiv genug, abbildet, schreibt: Mus cricetus Linné niger (Die Säugetiere in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. Bd. IV, Erlangen 1792).

gräber behauptet, in einem Bau finde man unter einem Satz Jungen jedesmal nur ein schwarzes Stück, also stets vereinzelt unter den Geschwistern. Wie ist das zu deuten? Ist durch das veränderte Klima der letzten Jahre die Konstitution eben erst so weit alteriert, dass sie an der Grenze nur gelegentlich einmal umschlägt und ein schwarzes Stück liefert? Wahrscheinlich wohl. Selbstverständlich müsste man aber annehmen, dass andauernde Änderung auch hier tiefer eingriffe und mehrere schwarze Geschwister erzeugte, bis endlich alle den Melanismus zeigten. Oder tritt hier ein anderer Weg ein, der schneller zum Ziele führt? Der nämlich, dass sich die Schwarzen mit Vorliebe untereinander paaren? Wir wissen es nicht, es wird auch bei dem einsiedlerischen Leben der Art schwer im Freien sich feststellen lassen. Nur auf eine Parallele möchte ich noch hinweisen. Auch von der Mönchsgrasmücke haben wir im Westen, an der Grenze ihres Gebiets, eine dunklere Form, von der nur je ein Stück auf ein Gelege kommt[1]). „Von besonderem Interesse bleibt der gelegentlich stärkere Melanismus des Männchens, welcher die Aufstellung der *Sylvia Heinekeni* Jardine, der Schleiergrasmücke, veranlasst hat, die, nach dem Glauben des gemeinen Volks, als fünfter im Nest, nur auf den Azoren und Madeira sich findet.“ Es bleibt abzuwarten, inwieweit sich die Annahme des gemeinen Volks und des Hamsterfängers bestätigt.

Schließlich erfordert noch die Lokalität, an der der schwarze Hamster auftauchte, unsere Beachtung. Es ist die Flur des Dorfes Neuhausen bei Cölleda, bezw. vor Cölleda, wenn man mit der Bahn von Großheringen kommt; das ist die Gegend zwischen der goldenen Aue und Erfurt. Die Bahn führt im Volksmunde den Namen der Pfeffermünzbahn, denn seit alter Zeit wird dort die Pflege von Arzneikräutern getrieben, wir befinden uns in einem der wärmsten Teile Mitteldeutschlands. Zur Beurteilung sind wohl historische Daten brauchbarer als rein metereologische. Danach war die Umgebung von Erfurt[2]) schon weit bis ins Mittelalter zurück eine Stätte des Gemüsebaus, und in unserer Gegend gedieh bis zum Erlöschen seiner Kultur infolge der Fortschritte, durch welche die organische Chemie den natürlichen Farbstoff überflüssig machte und verdrängte, der geschätzteste Färberwaid. Wir haben es also zweifellos mit einem der bevorzugtesten Winkel unseres Vaterlandes zu tun. Ob speziell der in der Neuhauser Flur anstehende Gips, dessen Brocken den Acker durchsetzen, noch etwas Besonderes zur Erhöhung der Bodenwärme beiträgt, muss ich dahingestellt sein lassen. Möglich, dass seine Wärmeabsorption und seine chemische Wirksamkeit, die bekanntlich in Zersetzung der

1) Simroth. Zur Kenntnis der Azorenfanna. Arch. f. Naturgeschichte 1888, Bd. I.

2) Wimmer. Geschichte des deutschen Bodens. Halle 1905.

Bodenbestandteile sich äußert, geradezu innerhalb der an und für sich warmen Gegend ein Maximum schafft.

Dem sei wie ihm wolle, ich halte es nicht für Zufall, dass gerade dort die maximale Steigerung der Färbung beim Hamster auftrat und ihr Zusammentreffen mit der Periode außergewöhnlich heißer Sommer dürfte eins der besten Beispiele von Mutation oder beginnender Artbildung sein, die wir im Tierreich haben und im einzelnen verfolgen können. —

Tritt somit beim schwarzen Hamster die gesetzmäßige Weiterbildung, wie mir scheint, klar hervor, so verlangen auch die übrigen Abweichungen einige Beachtung. Dass sie nicht selten sind, wurde bereits bemerkt; und es ist wohl wiederum kein Zufall, dass sich in der Flur von Neuhausen neben den schwarzen allerlei hellere, gescheckte Formen u. dergl. fanden, doch wohl nicht in gleicher Zahl, und noch weniger in derselben charakteristischen Übereinstimmung. Mir ist es gelungen, auch von diesen Tieren eins zu erwerben. Es zeigt über und über, mit Ausnahme der Unterseite, Flavismus, ein mattes Graugelb, nur der Rücken ist noch etwas tiefer grau angeflogen, indem die längsten Haare schwarze Spitzen behalten haben. Das Weiß um die Schnauze und an den Füßen ist normal. Der Bauch ist schwarz, doch in verschiedener, charakteristischer Intensität. Die Vorderhälfte, die Kehle und Brust, sind tiefschwarz, ebenso die Vorderseite der Vorderbeine. Deren Hinterseite, ebenso wie der eigentliche Bauch, sind bloß mittelgrau. Es zeigt sich also das eigentliche Schwarz ungefähr an derselben Stelle, wo beim *Cr. nigricans* der schwarze Brustfleck sitzt. In Parallele dazu steht die Verfärbung des schon erwähnten kleinen Hamsters aus der Leipziger Gegend. Während das allgemeine Kleid nicht eben viel vom normalen abweicht, haben wir bei ihm namentlich neben dem Schwarz des Bauches in der Längsmitte eine weiße Umrandung, und diese nimmt immer mehr zu. Die weißen Flecke dringen von rechts und links nach der Mitte des Bauches vor, so dass die schwarze Unterseite etwa sanduhrförmig eingeschnürt ist. Wieder ist hier die Sache so, dass der schwarze Brustfleck der Verdrängung den stärksten Widerstand leistet. Mit anderen Worten: Diese beiden Formen, so verschieden ihre Umfärbung ist, sind deutliche Rückschläge auf den *Cr. nigricans*, wenigstens in bezug auf den Brustfleck, der für ihn am meisten bezeichnend ist. Der *Cr. nigricans* darf aber mit einiger Sicherheit für einen der nächsten Vorfahren des *Cr. vulgaris* gelten. So sehen wir denn in dem gemeinen Hamster eine Tierform, die keineswegs allzusehr gefestigt ist, beinahe noch im Fluss. Zeiten abnormer Witterung, zunächst höherer Wärme, erschüttern seine Konstitution, so weit sie sich in der Färbung ausdrückt. Daraus erfolgen entweder Rückschläge, wobei das Charakteristikum der Vorstufe am zähsten fest-

gehalten wird, oder — in den meisten Fällen — die Umbildung zum prospektiven schwarzen Hamster, d. h. zu der Form, die sich vermutlich schließlich herausbilden wird.

Wilhelm Roux, Die Entwickelungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft.

Leipzig Wilhelm Engelmann 1905. XIV + 284 S. gr. 8. 2 Tafeln und 1 Textfigur.

Referat von R. F. Fuchs, Erlangen.

(Schluss.)

Tritt zu den Fähigkeiten des Autokineons die der typischen Selbstteilung durch Halbierung, Vierteilung u. s. w. hinzu, welche wie die übrigen Eigenschaften auf die Teilstücke übertragen, vererbt wird, dann haben wir es mit einem Automerizon (Selbstteiler) zu tun, das Roux als wirkliches Lebewesen niederster Ordnung ansieht und wozu er Haeckel's Moneren rechnet. Hierher gehören Wiesner's Plasomen, Weismann's Biophoren, de Vries' Pangene u. s. w. Auch die Selbstteilung kann durch zufällige kleine Variationen erworben und allmählich vervollkommnet worden sein, indem durch ungleiche Oberflächenspannung die erste Selbstteilung in ungleiche, eventuell sogar gleiche Teilstücke erfolgt, wie beim Gad'schen Versuch der Spontanemulgierung eines Fetttropfens auf einer Sodalösung, die sogar mit der Bildung einer Membran (Seifenmembran) einhergehen kann. Dabei überträgt sich das Teilungsvermögen mit den anderen Eigenschaften auf die Teilstücke, so dass wir, wie ich glaube, sogar von einer Vererbung reden könnten, die nur durch äußere Umstände bewirkt wird. Eine regelmäßig stattfindende Halbierung ist ein morphologisch sehr bestimmtes Geschehen, das nach Roux etwas in seiner Eigenart neues, nämlich typisch gestaltendes physikalisches Geschehen zur Entstehung, Erhaltung und Übertragung auf die Nachkommen voraussetzt.

Bei der weiteren Vervollkommnung der Automerizonten kommen besondere vererbbare gestaltliche Leistungen hinzu, wie die Bildung eines Kernes, der Zellmembran, indirekte Kernteilung; dann haben wir Gebilde, die Roux Idio-Autoplassonten (Selbstgestalter) oder kürzer Idioplassonten (Gestaltungsstoffe) nennt. Sobald eine spezifische physikalische Eigenstruktur auftritt, die immer neu erzeugt und vererbt wird, dann tritt zur chemischen noch die morphologische Assimilation hinzu, welche durch physikalische Faktoren determiniert werden muss. Sie ist die Grundlage der morphologischen Vererbung, die zur chemischen Vererbung hinzutritt. Die Entstehung der morphologischen Strukturen, sowie der morphologischen Assimilation stellt eine wesentlich an-

dere Leistung dar, als die Entstehung rein chemischer Strukturen und die allein durch diese determinierte physikalische Gestalt, wie sie z. B. bei den Kristallen vorkommt.

Der Organismus erzeugt die seine typische Gestaltung determinierenden Bedingungen fast alle in sich selbst, während nur Nebensächliches, nicht zur Entwickelung überhaupt Nötiges von außen determiniert wird. Darin liegt die Hauptschwierigkeit für die mechanistische Erklärung der morphologischen Assimilation. Wegen dieser Schwierigkeiten darf aber nicht eine prinzipielle Unmöglichkeit einer mechanistischen Lösung des Problems angenommen werden, wie es die Vertreter des Neovitalismus tun, welche glauben, dass zu diesem Geschehen eine zwecktätige Intelligenz notwendig wäre. Der mechanistischen Erklärung der Vererbung stehen zur Zeit anscheinend die größten Schwierigkeiten entgegen, da die Vererbungsfähigkeit an eine scheinbar sehr einfache Substanz, das Keimplasma, gebunden erscheint. Der Kern ist der Hauptträger der Vererbungsstruktur, die bei der Kernteilung auf die Teilstücke übertragen wird. Von Driesch namentlich ist die Frage aufgeworfen worden, wie ein solches Gebilde von einer bestimmten chemischen und typischen physikalischen Struktur, wie wir sie als implizite Struktur dem Keimplasma zuerkennen müssen, so halbiert werden kann, dass jeder Teil dem Ganzen ähnlich ist. In der Unmöglichkeit einer derartigen Halbierung erblickt Driesch einen Hauptbeweis für die Autonomie des Lebens. Nach Roux kann aber von einer Halbierung der Struktur nicht die Rede sein, denn sie ist vor der Teilung erst verdoppelt worden. Die kleinsten durch typische Anordnung hergestellten sekundären Assimilationskomplexe werden bei der indirekten Kernteilung überhaupt nicht aufgelöst, sie sind so klein, dass jeder Komplex nach seiner Verdoppelung in den Tochterchromosomen Platz hat. Die „sichtbare" Kernstruktur und ihre mannigfachen Veränderungen haben keinen wesentlichen „determinierenden", sondern nur „ausführenden" Einfluss auf das Gestaltungsvermögen des Kernes. Die eigentlich determinierend wirkende Kernstruktur braucht bei der Teilung der Chromosomen gar nicht gestört zu werden, oder eventuelle geringe Alterationen werden durch Selbstordnung wieder ausgeglichen. Demnach stellt auch das Problem der Sonderung einer verdoppelten Struktur nichts mechanistisch Unmögliches dar. Nach Erwerbung der qualitativen Halbierung war für die Sonderung der ursächlich impliziten Strukturverhältnisse neuer formaler Charaktere nur die Erwerbung der innerhalb der Chromosomen wirkenden Mechanismen nötig, einschließlich der Regulationen für die Sicherung ihrer Entwickelung und die morphologische Assimilation des daraus Hervorgegangenen. Da es auch gelungen ist, vererbbare Variationen des Keimplasmas künstlich zu erzeugen, so

scheint auch das harmonische Geschehen bei der Vererbung als mechanistisch erklärbar. Mit der gegebenen „qualitativen Halbierung“ Roux's des nach Weismann kontinuierlichen, also nur durch Assimilation vermehrten Keimplasmas ist dann die Vererbung der blastogenen Eigenschaften eine mechanische Notwendigkeit.

Eine Einschränkung des Vorkommens der morphologischen Assimilation wäre insoweit denkbar, dass die differenzierte Struktur des entwickelten Organismus nur von keimplasmahaltigen Matrices aus hergestellt würde. In diesem Falle würde es sich um passives Wachstum der vergrößerten entwickelten Teile handeln. Dann gäbe es für jedes Lebewesen nur eine Art morphologischer Assimilation, nämlich die des Keimplasmas. Eine gestaltliche Assimilation des Entwickelten (Expliziten), das Wachstum der entwickelten Teile wäre dann kein „Selbstwachstum“ dieser Teile, sondern eine fortgesetzte Entwickelung der impliziten Struktur des Keimplasmas.

Außer den bisher genannten Leistungen für die Entstehung und Reproduktion der Lebewesen bleibt noch das schwierige Problem der morphologischen Selbstregulation übrig, auf dem die Konstanz der Arten wesentlich beruht. Die Selbstregulation stellt etwas wesentlich neues Morphologisches dar, das phylogenetisch mit den nötigen Regulationen allmählich gezüchtet worden sein musste. Die morphologischen Selbstregulationen lassen sich aber von derselben Art Wirkungen ableiten, welche auch die typische Entwickelung hervorrufen; allerdings ist die Wirkung der verschiedenen einzelnen Faktoren noch sehr zweifelhaft.

Wenn wir auch von dem wirklichen Geschehen nichts wissen, so haben wir doch in dem Ausgeführten eine Reihenfolge, die aus lauter kleinen, durch zufällige Variationen möglichen Stufen herstellbar ist, deren einzelne Stufen selbsterhaltungsfähig sind, und von denen diejenigen späteren, welche dauerfördernde Eigenschaften in höherem Maße besaßen, sich besser erhielten und infolge des Wachstums und der Vermehrung sich weiter ausbreiteten. So mussten sich im Laufe der Zeiten die besseren Qualitäten aufspeichern. Aus der vorhergegangenen Betrachtung geht hervor, dass zum Übergang vom gewöhnlichen anorganischen Geschehen zu den niedersten Formen organischen Lebens bereits die Erwerbung mehrerer besonderer Leistungen nötig war. Eine plötzliche Überschreitung dieser großen Kluft durch ein einmaliges zufällig sehr günstiges Vorkommen, wie es Haeckel und einige Physiologen annehmen, erscheint bei genauer Prüfung unmöglich, woraus Roux's Hypothese von der sukzessiven Züchtung der Grundfunktionen des Lebens ihre Berechtigung ableitet.

Die Physik und Chemie haben das ganze mannigfaltige anorga-

nische Geschehen in eine geringe Anzahl beständiger oder homogener Wirkungsweisen zerlegt. Diese sind auch zum Teile im organischen Geschehen erkennbar, anderen Teiles treten aber hier wesentlich abweichende Wirkungsweisen auf, die wohl nur in der besonders komplizierten physikalischen und chemischen Zusammensetzung der Lebewesen ihren Grund haben. Eine Analyse des Entwickelungsgeschehens muss dieses möglichst weit auf die in der Physik und Chemie erkannten anorganischen Wirkungsweisen zurückführen. Soweit das zur Zeit noch nicht möglich ist, muss das Gestaltungsgeschehen wenigstens in eine möglichst kleine Anzahl beständiger Wirkungsweisen aufgelöst werden, die zwar noch immer mit den besonderen Charakteren des organischen Geschehens behaftet sind und von Roux als komplexe Wirkungsweisen des organischen Geschehens bezeichnet werden; diese müssen endlich wieder in lauter anorganisches Geschehen zerlegt werden. Das ist die Kardinalaufgabe der Entwickelungsmechanik. Außerdem sind die Träger dieser Wirkungen, die Faktoren zu ermitteln.

Beim Entwickelungsgeschehen eines Lebewesens sind, sobald die individuelle Entwickelung einmal begonnen hat, Ort und Zeit des Geschehens in gewissem Maße typisch bestimmt, deren Ursachen von großer Bedeutung sind. Sie werden als Orts- und Beginnsfaktoren bezeichnet und gehören zu den verschiedenen Teilursachen des Gestaltungsgeschehens. Da sie den Ort und die Zeit des Geschehens bestimmen, so sind sie Determinationsfaktoren, sie können aber auch etwas von der Ausführung bewirken, wodurch sie Realisationsfaktoren werden. Dazu kommen unter Umständen noch besondere Dauer-, Ausdehnungs-, Richtungs- und Qualitätsfaktoren. Alle diese Faktoren bestimmen die typische Art des Entwickelungsgeschehens im Sinne der Stammes-, Klassen-, Gattungs- und Artmerkmale. Jeder der verschiedenen Faktoren kann aus mehreren gleichartigen Gliedern bestehen, deren Wirkungen sich summieren. Roux nennt, also zum Teil abweichend vom physikalischen Sprachgebrauch, alle Teilursachen, welche nach dem gegenwärtigen Stande der Analyse die Wirkungsweisen, also Qualitatives, bestimmen oder ausführen, Faktoren. Teilursachen, welche nur das Quantitative des Geschehens bestimmen oder ausführen, sind Komponenten der entsprechenden Faktoren. Wir reden also von Qualitätsfaktoren und von Größenkomponenten dieser Faktoren. Ein jeder Faktor kann wieder aus mehreren Unterfaktoren zusammengesetzt sein. Die Aufgabe der Entwickelungsmechanik ist es, die organischen Gestaltungsvorgänge auf die wenigsten und einfachsten Wirkungsweisen zurückzuführen und deren Wirkungsgrößen zu ermitteln, somit den an diesen Wirkungen beteiligten Stoff- und Kraftwechsel zu erforschen. Dabei muss auch das Quantitative der beteiligten Wirkungsweisen erforscht

werden, damit wir in der Entwickelungsmechanik gleichfalls zur Ableitung von Gesetzen gelangen, wie in der Physik.

Die Entwickelung der Lebewesen ist ein typisches Wiederholungsgeschehen, welches bei den Nachkommen derselben Lebewesen der Hauptsache nach in der gleichen Weise und Reihenfolge sich wiederholt. Zur Ermittelung des sich Wiederholenden kann von der deskriptiven Morphologie das „deskriptive", oder in seinen höchsten Leistungen „formal-analytische" Experiment herangezogen werden, welches nur die formalen Veränderungen zur Anschauung bringt, ohne über die Veränderung bewirkenden Faktoren Aufschluss zu erteilen (z. B. Markierversuche an der Blastula und Gastrula von Roux). Da aber auch das Wiederholungsgeschehen der Entwickelung niemals ganz konstant ist, sondern dabei vorübergehende, bleibende, oder sich steigernde Änderungen auftreten, so müssen auch diese Variationen erforscht und verzeichnet werden. Was in der Mehrzahl der beobachteten Fälle ohne alterierende Einwirkung von unserer Seite vorkommt, wird als Regel oder Norm bezeichnet. Wir haben zunächst die Wirkungsweisen und -Größen zu erforschen, durch die das Normale hervorgebracht wird und zwar nicht nur die Gesetze für das einmalige gestaltende Geschehen, sondern auch jene, nach denen das typische Wiederholungsgeschehen stattfindet. Gerade diese Wiederholung macht die Ontogenese der experimentellen Forschung direkt zugänglich, während die nur einmalige Phylogenese, als eigentlich historische Wissenschaft, durch das Experiment nur indirekt und mit Hilfe von Analogieschlüssen erforscht werden kann, wodurch aber auch manche kausale Erkenntnis vermittelt wird, wie z. B. durch die Variationsversuche von de Vries und G. Klebs. Dagegen wird die Probiologie, die Lehre von den Vorstufen des Lebens, eine fast rein experimentelle Wissenschaft werden.

Die Probiologie hat die Möglichkeit der Entstehung niederster Stufen des Lebens aus anorganischem Geschehen durch sukzessive Bildung der Grundfunktionen experimentell zu prüfen. Die Möglichkeit einer synthetischen Biogenesis ist keineswegs absolut ausgeschlossen. Die Versuche müssen aber die chemischen und die morphologischen Elementarfunktionen in gleicher Weise umfassen. Verheißungsvolle Anfänge liegen bereits vor z. B. in den sich bewegenden Schaumtropfen (Bütschli), den sich kopulierenden Chloroformtropfen (Roux), Quecksilbertropfen (Bernstein) und den vielfachen glänzenden zellmechanischen Forschungen Rhumblers. Die Probiologie hat ferner die von selbst vorkommenden Vorstufen des Lebens aufzusuchen, da Isoplassonten, Autokineonten und niederste Automerizonten als gesonderte Lebensstufen bereits aufgefunden wurden.

Die Entwickelungsmechanik ist in eine der Ontogenese und

der Phylogenese zu unterscheiden, wozu noch die Mechanik der Proontogenese hinzukommt. Diese umfasst die Bildung des reifen Eies und Samenkörpers aus dem indifferenteren „Keimplasson".

Zwischen deskriptiver und kausaler Forschung besteht ein tiefgreifender Unterschied. Die erstere liefert Regeln des Vorkommens, Majoritätsfälle des Vorkommenden, die vielfache Ausnahmen haben. Die kausale Forschung stellt Gesetze des Wirkens auf, die ausnahmslos gelten; dabei ist aber zu bedenken, dass nicht jedes einem solchen Gesetz folgendes Geschehen stets für sich allein vorkommt. Regel und Gesetz sind zwei prinzipiell verschiedene Begriffe, z. B. das Fallen und Fallgesetz. Die Ergebnisse der deskriptiven und kausalen Forschung können, müssen aber nicht miteinander übereinstimmen, ohne dass deswegen eine der beiden Forschungsmethoden zu falschen Ergebnissen zu gelangen braucht. Eine unbedingte Übereinstimmung beider Forschungsergebnisse fordern, heißt Vorkommen und Wirken verwechseln. Die Beständigkeit des typischen Vorkommens der Klassen-, Gattungs-, Artmerkmale u. s. w. und der sie produzierenden Entwickelungsvorgänge heißt Regel. Sie beruht auf der Kontinuität des Keimplassons mit seiner unendlichen phylogenetischen Vorgeschichte und lässt viele Abweichungen zu. Die Beständigkeit des Wirkens ist die elementarste Notwendigkeit gesetzmäßigen Geschehens, sie wird als Naturgesetz bezeichnet und lässt keine einzige Abweichung zu. Naturgesetze haben keine Ausnahmen und solche scheinbare Gesetze, die Ausnahmen haben, sind keine Naturgesetze.

Die Wissenschaft, welche sich mit der Erforschung der Gesetzmäßigkeiten des Entwickelungsgeschehens befasst, hat Roux Entwickelungsmechanik genannt, wobei der Name Mechanik im allgemeinsten philosophischen Sinne, d. h. der Lehre vom mechanistischen, der Kausalität unterstehenden Geschehen gebraucht wird. Dieser Name bezeichnet das Ziel der Wissenschaft, nämlich die mechanistische Erklärung der Entwickelung. Den von einigen Autoren verwendeten Namen Entwickelungsphysiologie, der auch zutreffend ist, verwendet Roux deshalb nicht, weil die Fachphysiologen bis auf wenige Ausnahmen sich nur mit den „Erhaltungsfunktionen" des bereits gebildeten Organismus beschäftigen, während sie die „Gestaltungsfunktionen" als etwas Morphologisches den Zoologen und Anatomen zuweisen. Der von anderen Autoren gebrauchte Name Biomechanik ist zu allgemein, denn er umfasst die gesamte Physiologie mit, während die Bezeichnung experimentelle Embryologie zwar die hauptsächlichste Forschungsmethode zum Ausdruck bringt, ohne jedoch das prinzipiell Neue, den kausal-analytischen Versuch, scharf zu betonen.

Die Funktionen der Lebewesen teilt Roux ein in Bildungs- oder Entwickelungsfunktionen und in Erhaltungsfunktionen;

die letzteren zerfallen in Betriebs- und Reparationsfunktionen. Dazu kommen noch typische Involutionsvorgänge und regelmäßige Altersveränderungen, die den Alterstod bewirken. Letzterer ist nach Roux durch die bestehende Unvollkommenheit der geweblichen Assimilation bedingt. Die Bildungs- und Erhaltungsfunktionen unterliegen der Selbstregulation, die keine besondere Funktion, sondern nur ein Modus der Vollziehung der Funktion ist. Bildungs-, Reparations- und Involutionsfunktionen stellen zusammen die Gestaltungsfunktionen dar.

Die allgemeine Entwickelungsmechanik hat die allgemein gestaltenden Wirkungsweisen zu ermitteln, die zur Entwickelung aller, oder großer Gruppen von Lebewesen nötig sind. Eine nur durch die unbedingt nötigen Entwickelungsfaktoren bewirkte, allerdings niemals rein vorkommende Entwickelung, die auf dem nächsten möglichen Wege ohne jede Variation vom Ei zur typischen Endgestaltung führen würde, bezeichnet Roux als typische Entwickelung. Diese ist von der in der Mehrzahl der Fälle vorkommenden normalen Entwickelung streng zu scheiden. Die Abweichungen der normalen und abnormen Entwickelung von der typischen, stellen die atypische Entwickelung dar, die sich, falls sie nicht zu vorzeitigem Absterben führt, unter Regulationsvorgängen vollzieht. Je nachdem die Regulationen bei der normalen oder abnormalen Entwickelung vorkommen, sind sie in normale und abnormale zu unterscheiden, deren Grenze allerdings oft schwer zu finden ist. Die allgemeine Entwickelungsmechanik ist eine rein analytische Disziplin, reine Gesetzwissenschaft; das von ihr behandelte Geschehen kommt in der Natur vielfach nicht „von selbst“ vor, sondern nur unter den im Laboratorium hergestellten Bedingungen, analog dem freien Fall im luftleeren Raume. Erst nach Erforschung der an der Entwickelung beteiligten allgemeinen Wirkungsweisen können wir untersuchen, inwieweit diese in der Wirklichkeit des Einzelfalles kombiniert vorkommen. Die Ermittelung des speziellen Anteiles einer jeder erkannten Wirkungsweise und ihr Zusammenwirken bei der wirklichen Entwickelung eines bestimmten Lebewesens ist die Aufgabe der speziellen oder angewandten Entwickelungsmechanik, die auch die nebensächlichen normalerweise mitwirkenden Ursachen erforscht. Sie untersucht und beschreibt das in der freien Natur wirklich Vorkommende, aber in kausaler Weise, und stellt zugleich die Regeln des Vorkommens fest.

Nach dieser allgemeinen Analyse der Aufgaben der Entwickelungsmechanik geht Roux zu einem Überblick über die bisherigen Untersuchungen und deren Ergebnisse über.

Als einfachste Gruppe von Ursachen des Entwickelungsgeschehens untersuchte Roux zuerst die Ursachen, welche die

Richtung der Gestaltung bestimmen, indem er die Bestimmung der Hauptrichtungen des Tieres im Ei erforschte. Zuerst wurden die Ursachen für die Richtung der Symmetrieebene des künftigen Tieres untersucht. Zur experimentellen Analyse der nächsten Einzelursachen einer Gestaltung muss bekannt sein, in welcher Entwickelungsphase diese Faktoren in Tätigkeit treten, wenn sie aktiviert werden.

Da aus dem Ei einer Tierspezies immer auch ein Tier dieser Spezies wird, so muss das Entwickelungsgeschehen schon vorher ganz oder fast ganz vorausbestimmt sein. Das ist die Tatsache der impliziten Determinierung alles Typischen im Keimplasson, der im Laufe der Proontogenese und Ontogenese nach und nach die aktive Determination des Expliziten (Entwickelten), die explizite Determinierung folgen muss. Die Tatsache, dass in dem anscheinend sehr einfachen Keimplasma das Typische des sichtbar hochkomplizierten entwickelten Lebewesens ganz oder teilweise bestimmt, determiniert ist, hat Roux als Implikation und die Entwickelung dementsprechend als Explikation bezeichnet und in diesem Sinne zwischen impliziter und expliziter Mannigfaltigkeit, Differenzierung u. s. w. unterschieden. Driesch gebraucht dagegen die Worte explizite und implizite im Sinne der Psychologie.

Zunächst galt es also die Zeit, bezw. die Entwickelungsphase zu ermitteln, in der die Bestimmung der Symmetrieebene des Tieres explizite getroffen wird. Roux's Versuche ergaben, dass die erste Teilungsfurche eine bestimmte Beziehung zur Symmetrieebene des künftigen Tieres hat, und dass bei Fernhaltung störender Einflüsse die Richtung der Medullarfurche mit der ersten Teilungsfurche übereinstimmt (Roux, Pflüger), ferner konnte Roux zeigen, dass die Kopfseite des Frosches immer an der Seite gebildet wird, wo kurz vor der ersten Furchung die helle Rinde des Eies am höchsten stand; die Schwanzseite liegt auf der Seite der tiefer stehenden dunklen Hemisphäre. Demnach sind schon lange vor der Anlage irgendwelcher Organe, sogar vor der ersten Teilung des Eies die Hauptrichtungen des künftigen Tieres im Ei bestimmt. Diese Bestimmung wird wahrscheinlich erst um die Zeit der Befruchtung getroffen. Durch Versuche über willkürlich lokalisierte Befruchtung gelang es es Roux nachzuweisen, dass die erste Furche dem willkürlich gewählten Befruchtungsmeridian folgt, indem sie ganz oder fast ganz mit ihm zusammenfällt, und dass die Befruchtungsseite zur Schwanzseite des sich entwickelnden Tieres wird. Aus dem Studium der Abweichungen in den Versuchsergebnissen wurde erkannt, dass die Vereinigungsrichtung des männlichen und weiblichen Kernes die Richtung der ersten Teilung des durch die Vereinigung gebildeten Furchungskernes und zumeist auch des Zelleibes bestimmt. Ja es können bei Zwangslage des Eies von

dem auf diese Weise Bestimmten Wirkungen ausgehen, die nachträglich eine symmetrisch dazu angeordnete Umordnung verschiedener Dotterarten herbeiführen.

Zunächst war Roux bemüht, eine Orientierung über die Örtlichkeit der speziellen Entwickelungsursachen zu gewinnen. Die Entwickelungsursachen haben wir schon im allgemeinen in Bestimmungs- oder Determinationsfaktoren und in Ausführungs- oder Realisationsfaktoren geschieden. Die ersten bestimmen das Entwichelungsgeschehen nach Art, Größe, Ort und zeitlichem Verlauf, ohne dass sie das neu Bestimmte für sich allein ausführen können. Dazu bedarf es vielmehr der Hilfe der Realisationsfaktoren, welche zur Ausführung nötig sind, aber nicht die Art des Geschehens bestimmen. Da diese meist nicht völlständig im Ei enthalten sind, so kann erst bei ihrer ausreichenden Zufuhr (z. B. Wärmezufuhr zum Vogelei) die Entwickelung beginnen; dann sind sie zugleich Beginnsfaktoren. Die Determinationsfaktoren zerfallen in primäre oder implizite, meist im Keimplasma enthaltene, und in sekundäre oder explizite, welche erst durch die Tätigkeit der primären Faktoren entwickelt werden. Die primären Faktoren sind die hauptsächlichen, weil sie das Geschehen von vornherein bestimmen; die sekundären werden im Laufe der Entwickelung immerwährend neu erzeugt. Diese Gruppen stellen die zur typischen Entwickelung nötigen Faktoren dar. Es können aber auch andere den typischen Entwickelungsgang alterierende Faktoren einwirken, z. B. die Schwerkraft bei abnormer Stellung mancher Eier, oder an sich nötige Faktoren können in abnormer Weise (Intensität) wirken, wie zu große Wärme, wodurch Zwergbildung hervorgerufen wird (L. Gerlach). Diese Faktoren sind Alterationsfaktoren, die durch Regulationen kompensiert werden können. Diese sind nicht nötige akzessorische, aber nicht seltene Entwickelungsursachen. Die Lebewesen besitzen für die sie charakterisierenden Hauptgestaltungen alle Determinationsfaktoren in sich. Daher kann man von einer Autonomie ihrer typischen gestaltlichen Leistungen sprechen, aber nur in dem durch die Eigenart ihrer komplexen Zusammensetzung bedingten Sinne, nicht aber im Sinne von in ihnen enthaltenen zwecktätig gestaltenden Potenzen. Die Ausführungsfaktoren, zu denen auch die Baumaterialien zu rechnen sind, können in Form von Dotter oder sonstiger Reservenahrung in größerer Menge im Lebewesen aufgespeichert sein, z. B. im Vogelei, oder sie fehlen und müssen fortwährend von außen aufgenommen werden wie beim Säugetierei.

Die Gesamtursache im Sinne aller nötigen Ursachen stellt das Minimum an Entwickelungsursachen dar, welche die einfachste in Wirklichkeit mögliche Entwickelung, d. i. die typische bewirken. Bei der normalen Entwickelung dagegen sind oft Ursachen ge-

staltend beteiligt, die zur Entwickelung des betreffenden Eies überhaupt nicht notwendig sind, wie z. B. die Schwerkraft. Bei der abnormen Entwickelung können entweder nötige Faktoren, oder bloß normalerweise beteiligte Alterationsfaktoren abnorm beschaffen sein, oder es können bei der normalen Entwickelung überhaupt nicht beteiligte Faktoren die Abweichung des Entwickelungsgeschehens bedingen. Die atypische Entwickelung umfaßt alles nicht Typische, also alles nicht bloß durch die nötigen Faktoren bei typischer Beschaffenheit dieser bewirkte Entwickelungsgeschehen.

Roux's Versuche an Froscheiern, die in eine sie engumschließende Röhre aufgesaugt waren, ergaben, dass die Luftzufuhr keinen Einfluss auf die Lagerung irgendwelcher Organe ausübt. Die Luft ist zwar zur Entwickelung nötig, aber sie ist nur ein Ausführungsfaktor. Ferner zeigten Roux's Versuche, dass Pflüger's Annahme über die typische determinierende Wirkung der Schwerkraft nicht zutreffend sind, denn Roux's Versuche ergaben, dass die ordnende oder richtende Wirkung der Schwerkraft zur Entwickelung überhaupt, sowie zur Bestimmung der Richtung der Mittelebene und zur Differenzierung der Medularplatte nicht notwendig ist. Auch die Richtung des Lichteinfalles und die Lage des Eies zur Richtung des magnetischen Meridianes scheint ohne determinierende Bedeutung für die Gestaltung im Ei. Aus allen angestellten Versuchen dürfen wir folgern, dass alle die typische Art der Gestaltung bestimmenden Faktoren der Entwickelung im befruchteten Ei selbst enthalten sind. Die Entwickelung des befruchteten Eies ist daher in bezug auf das die Gestaltung bestimmende Geschehen als Selbstdifferenzierung des Eies zu bezeichnen. Infolgedessen sind die sich entwickelnden Lebewesen der Hauptsache nach in sich geschlossene Komplexe von Gestaltung bestimmenden und hervorbringenden Wirkungen, für deren Vollziehung von außen her nur die Ausführungsenergien und Baumaterialien zu liefern sind.

Als Selbstdifferenzierung eines ganzen Gebildes, z. B. des Eies, des Embryos, oder eines bestimmt abgegrenzten Teiles, z. B. einer Zelle, bezeichnet Roux jene Veränderungen desselben, deren sämtliche „determinierenden" Ursachen in diesem Gebilde oder Teil selbst gelegen sind. Sie beruht also stets auf Selbstdetermination. Die Selbstdifferenzierung ist eine vollkommene, wenn das Gebilde außer allen Determinationsfaktoren auch sämtliche Realisationsfaktoren bis auf einen, den Auslösungsfaktor, in sich enthält. Um eine unvollkommene Selbstdifferenzierung handelt es sich, wenn zur Ausführung des Determinierten außer dem Auslösungsfaktor noch andere äußere Einwirkungen nötig sind, so dass also die Selbstdetermination mit abhängiger Realisation kombiniert ist. Selbstdifferenzierung ist kein Wirkungsprinzip, sondern ein kausal-topographisches Prinzip. Liegen

die Determinationsfaktoren für die Veränderung eines Teiles oder umgrenzten Gebildes teilweise oder ganz außerhalb dieses, dann handelt es sich um abhängige Differenzierung. Liegen alle wesentlichen Determinations- und Realisationsursachen außerhalb des sich verändernden Gebildes, so haben wir es mit passiver Differenzierung zu tun. Wirkt der von außen her veränderte Teil auf den ihn beeinflussenden Teil ändernd zurück, so stellt das Geschehen in seiner Totalität die wechselseitige Differenzierung dar. Selbstdifferenzierung und abhängige Differenzierung können sich bei der Differenzierung eines Teiles in verschiedener Weise miteinander verbinden und stellen dann eine gemischte Differenzierung dar. Jede Selbstdifferenzierung eines Gebildes erfolgt durch differenzierende Einwirkung seiner Teile aufeinander, weshalb nur ein Komplex von verschiedenen Teilen der Selbstdifferenzierung fähig sein kann.

Im Gegensatz zu G. Klebs vertritt Roux die Anschauung, dass trotz der durch äußere Einwirkungen veranlassten regulatorischen Entwickelung (einschließlich der Regeneration und Postgeneration) alle zur Selbsterhaltung nötigen Hauptcharaktere des Lebewesens und größtenteils auch seine Stammescharaktere, sowie die Art und Grenze seiner Variabilität auch bei der Pflanze in ihr selbst determiniert sind, genau so wie es beim Tier der Fall ist. Immerhin können äußere Umstände alterierend auf das typisch bestimmte Geschehen einwirken und manche dieser Alterationen sind, wie Herbst gezeigt hat, auch selbsterhaltungsfähig. Die dabei sich abspielenden Reaktionen hat Roux elektive Auslösung und das Vermögen dazu mehrfache Reaktionsfähigkeit genannt.

Roux's Untersuchungen über die Bildung der Medullarfurche ergaben, dass diese Bildung nicht durch Stauung der wachsenden Teile an ihrer Umgebung erfolgt, wie His annahm, sondern es handelt sich um eine vollkommene Selbstdifferenzierung der Medullarplatte. Ein Gleiches gilt auch von der Bildung des Darmrohres. Daraus darf aber nicht geschlossen werden, dass das His-Pander'sche Gestaltungsprinzip durch ungleiche Ausdehnung und Stauung falsch ist, sondern es folgt aus Roux' Versuchen nur, dass zur Formung der Medullarplatte keine außerhalb dieser gelegene bestimmenden Faktoren nötig sind.

His beschränkte sich bei seinen Versuchen darauf, das Wachstum einfach als Größenzunahme aufzufassen, ohne es ursächlich zu zerlegen. Roux dagegen unterschied, um zu einer ursächlichen Erkenntnis des Wachstums vorzudringen, das Massenwachstum, oder die Vermehrung der Substanz des Organismus von dem rein dimensionalen Wachstum, welches ohne Substanzvermehrung nur durch die Umlagerung schon vorhandener Substanz zustande kommt. Dieses muss andere Ursachen haben als das erstere. Bei

dem reinen dimensionalen Wachstum nach den drei Raumdimensionen, dem reinen Volumwachstum, muss eine Bildung von Lücken und Hohlräumen in der organischen Substanz auftreten. Sind die Lücken mit Wasser erfüllt, dann tritt eine Gewichtszunahme auf, womit eine Übergangsstufe zum Massenwachstum gegeben ist, bei der eine Vermehrung der lebenstätigen, oder nur niederer organisierten Substanz noch nicht vorhanden ist. Je nach der Art der vermehrten Substanz ist das Massenwachstum in folgende drei Gruppen zu scheiden: 1. Vermehrung der lebenstätigen Substanz mindestens vom Range des Issoplassons oder höherer Stufen bis zum Idioplasson; 2. Vermehrung der von diesen produzierten organischen Substanzen niederen Ranges, die entweder bloß chemische Stoffe darstellen, oder bereits morphologisch organisiert sein können; 3. Produktion oder bloße Aufnahme und Ablagerung von anorganischen Substanzen, z. B. Wasser oder mancher Salze. Diese verschiedenen Arten des Wachstums müssen verschiedene Ursachen haben, die manchmal leicht zu scheiden sind, da sowohl reines dimensionales, als auch reines Massenwachstum allein vorkommt. Es können auch beide Arten gleichzeitig in einem Lebewesen, aber an verschiedenen Orten vollkommen rein vorkommen, oder sie treten in einzelnen Organen kombiniert auf, wobei die eine Art des Wachstums die andere Art aufwiegt. Diese Gruppen kausal und quantitativ zu bestimmen, ist eine der Aufgaben der Entwickelungsmechanik, womit bereits Schaper erfolgreich begonnen hatte. Nach dem Orte der Ursachen des Massenwachstum haben wir zu unterscheiden das Selbstwachstum und das passive Wachstum. Bei dem ersten bringt der vergrößerte Teil den Massenzuwachs selbst hervor, oder er determiniert ihn wenigstens selbst, während beim passiven Wachstum ein anderer Teil dem ersten Gleiches produziert und es diesem nur anfügt. Zwischen beiden Arten kann es viele Übergangsstufen geben, die Roux als abhängiges Wachstum bezeichnet.

Zur weiteren Erforschung des allgemeinsten Entwickelungsgeschehens untersuchte Roux, ob die Entwickelung des befruchteten Eies ein formales Gesamtwirken darstellt, indem er prüfte, ob die typische Gestalt des Eies zur Entwickelung notwendig ist, und ob dazu alle Teile des befruchteten Eies erforderlich sind. Die verschieden modifizierten Versuche an künstlich deformierten Eiern haben ergeben, dass zu Entwickelungsvorgängen, welche relativ normal gestaltete Produkte liefern, nicht die ganze typische Lagerung der Teile des Keimes zueinander nötig ist. Durch Anstichversuche an Froscheiern, wobei ein Teil des Eiinhaltes nach außen trat und die Anordnung der zurückgebliebenen Substanz gestört wurde, konnte Roux nachweisen, dass trotz des Defektes meist ganz normale Embryonen gebildet wurden. Es ist also weder alle Eisubstanz noch ihre vollkommen normale Anord-

nung zur Entwickelung an sich und zur Bildung von in der Hauptsache normal gestalteten Embryonen erforderlich. Ferner deformierte Roux Blastulae, Gastrulae und junge Embryonen durch große Schnitte zum Teil mit Bildung zungenförmiger Lappen. Trotz dieser hochgradigen Deformationen, sowie der teilweisen Isolation großer Teile von ihrer Umgebung entwickelten sich in manchen Fällen die Gebilde bis dicht an den Schnittrand in normaler Weise weiter. Diese Versuche stellen einen Beweis für die Selbstdifferenzierung ganz atypisch abgegrenzter Teile dar.

Bei einigen Fällen der bestimmt lokalisierten Anstichversuche starb die eine Eihälfte vollkommen ab, während die andere am Leben blieb. Es musste daher zunächst erforscht werden, ob jede dieser Eihälften außer dem Material zur Bildung der betreffenden Körperhälften auch die Faktoren in sich enthält, welche die Art der Gestaltung dieses Materiales im Laufe der Entwickelung bestimmen, oder ob beide Hälften nur unter gleichzeitigem Zusammenwirken sich zu entwickeln vermögen. Durch schwierige Experimente gelang es, eine der beiden Eihälften ganz oder wenigstens für längere Zeit von der Entwickelung auszuschalten. Trotzdem entwickelte sich die überlebende andere Eihälfte weiter und lieferte deutliche rechte und linke halbe Embryonen. Durch entsprechend modifizierte Versuche konnten auch vordere Halbembryonen, sowie Dreiviertelembryonen erzeugt werden. Aus diesen Versuchen geht zweifellos hervor, dass jede der ersten beiden Furchungszellen nicht nur das Baumaterial zur Bildung der entsprechenden Körperhälfte repräsentiert, sondern dass jede dieser Zellen auch das Vermögen (die Potenz) zu dieser Bildung besitzt. Sie enthält demnach in sich selbst alle zu ihrer Entwickelung nötigen, die besondere Gestaltung bestimmenden Energien (Determinationsenergien), seien diese wie zumeist Energien der Lage (potentielle), oder kinetische.

Das entwickelungsmechanische Vermögen (Potenz) ist zu unterscheiden in das dem Teile selbst eigene aktive Gestaltungsvermögen und in das Vermögen von außenher gestaltend beeinflusst zu werden, passives Gestaltungsvermögen. Das erstere zerfällt wieder in das Vermögen zur Selbstdifferenzierung und in das Vermögen zur differenzierenden Einwirkung (Induktion) auf andere Teile. Dazu kommt dann das Vermögen durch andere Teile differenzierend beeinflußt zu werden, das Vermögen zur passiven oder abhängigen Differenzierung. Alle diese Fähigkeiten sind wiederum zu gliedern in bezug auf die Determination und Realisation des Differenzierten, also in die Vermögen der Selbstdetermination und der abhängigen Determination, sowie der Selbstrealisation und abhängigen Realisation. Die Selbstdifferenzierung und die differen-

zierende Einwirkung (Induktion) sind eigene Leistungen der Zelle.

Die voranstehenden Versuche haben gezeigt, daß die differenzierende Mitwirkung der zweiten Eihälfte zur Entwickelung einer durch Selbstteilung des Froscheies gebildeten und abgegrenzten Eihälfte eine große Entwickelungsstrecke weit nicht erforderlich ist. Ferner zeigen die Versuche, dass eine solche differenzierende Wirkung der einen Hälfte des Froscheies auf die andere auch bei der typischen Entwickelung nicht vorkommt. Roux schließt vielmehr aus seinen Versuchen, dass die typische Entwickelung des Froschembryos eine große Strecke weit durch Selbstdifferenzierung der ersten Furchungszellen, bezw. des Komplexes ihrer Teilzellen erfolgt. Sie stellt daher eine Art Mosaikarbeit, also Bildung der einzelnen Embryonenhälften für sich dar. Ähnliches scheint nach Roux's Erfahrungen an einem Halbembryo des Kalbes auch für die Säugetiere zu gelten. Auch die Defektmissbildungen am Menschen deuten auf hochgradige Selbstdifferenzierung hin. Durch diese Untersuchungen erhält His' Prinzip der organbildenden Keimbezirke sowohl für die ersten Furchungszellen, sowie für alle anderen der Selbstdifferenzierung unterliegende Bezirke des Eies oder des älteren Keimes außer seiner ursprünglichen rein materiell-topographischen auch noch eine kausal-topographische Bedeutung, welche His allerdings bei der Aufstellung seines Prinzipes gänzlich ferne lag.

Die kausale Ortsforschung ist für die Entwickelungsmechanik von großem Vorteil, weil durch die Erkenntnis der räumlichen Verhältnisse eines Wirkens die möglichen Wirkungsarten schon wesentlich eingeschränkt werden, obgleich wir damit die Wirkungsweisen selbst noch nicht erkennen können. Die Notwendigkeit einer allmählichen immer genaueren Ermittelung des Ortes der typischen Faktoren und Komponenten eines Gestaltungsgeschehens vor der Ermittelung der Wirkungsweisen der betreffenden Teilursachen, sowie die Ermittelung der Zeit der expliziten Determination vor der Erforschung des Ortes der Determinationsfaktoren und der Art des dabei stattfindenden Geschehens ist geradeso wie die Bedeutung und der analytische Wert der auf die Ortsforschung sich gründenden Unterscheidung von Selbstdifferenzierung und abhängiger Differenzierung etc. noch nicht genügend erkannt und gewürdigt worden. Da es sich bei der Entwickelung nicht nur um ein typisches Einzelgeschehen, sondern auch um eine typische Wiederholung einer Reihe von Vorgängen, also um eine typische Folge handelt, so muss bei ihrer kausalen Untersuchung zur Ortsforschung auch noch die Ermittelung der zeitlichen Verhältnisse der Einzelursachen hinzutreten. Bevor wir an die Erforschung der Qualität der einzelnen Gestaltungsursachen und deren Wirkungsweisen heran-

treten können, muss erst die Zeit ihres typischen Wirkens, die Zeit ihrer Aktivierung, die Zeit der expliziten Determination, sowie der Ausführung des Determinierten festgestellt werden.

Wenn wir in der Betrachtung der Ergebnisse der Entwickelungsmechanik fortfahren, so seien im Anschluss an das Vorangehende die Versuche von Driesch, Endres, Barfurth, Morgan, Crampton, Fischel und anderer Forscher genannt, die bei verschiedenen Tierarten Teilbildungen künstlich erzeugen konnten. Aus diesen Versuchen ergibt sich, dass das befruchtete Ei bei manchen Tieren zum Teil noch mehr als beim Frosch einen differenzierten Bau besitzt, welcher die Entwickelung der isolierten ersten Furchungszellen zu Teilen von Embryonen ermöglicht. Diese Embryoteile entsprechen der Lage der beteiligten Furchungszelle in deren Orientierung zu den Hauptrichtungen, sowie deren Größe im Verhältnis zum ganzen Ei. Das gilt bei einigen Eiern auch für künstlich durch Schnitte abgegrenzten, den Kern enthaltende Stücke des Eies. (Fischel, Driesch.)

Um zu einer genaueren Analyse des Entwickelungsgeschehen zu gelangen, muss die Determination, welche in implizite und explizite unterschieden worden ist, noch weiter gegliedert werden. Nach der Örtlichkeit der determinierenden Ursachen und ihrer Wirkungen kann man folgende Arten der expliziten Determination unterscheiden: 1. die subjektive Determination, welche entweder vom Ganzen ausgeübt (Totaldetermination), oder nur von Teilen ausgeübt (Partialdetermination) wird; 2. die objektive Determination, die sich entweder auf das Ganze (Generaldetermination), oder nur auf Teile (Spezialdetermination) erstreckt.

His erblickt in dem früheren Zustand des sich entwickelnden Eies die Ursache für den folgenden. Dies trifft nur soweit zu, als die Entwickelung auf Selbstdetermination des Eies bezw. des Embryos beruht, nicht aber soweit äußere Ursachen determinierend oder ausführend wirken, also nur für solche Teile, welche der Selbstdifferenzierung unterliegen. Dabei stößt die Frage auf, ob der entwickelte Zustand des Eies als solcher schon die alleinige zureichende determinierende Ursache des folgenden Geschehens ist, so dass die explizite Determination nach der ersten Aktivierung des Keimes kein besonderes Geschehen wäre, sondern die Determination nur durch das jeweilig Entwickelte dargestellt würde. Teilweise wird diese Anschauung wohl zutreffen, aber sie stellt keineswegs die einzige Möglichkeit dar. Es können vielmehr in dem bereits mehr oder weniger entwickelten Keim noch implizite latente Potenzen vorhanden sein, die erst später aktiviert werden. Diese Aktivierung stellt dann einen besonderen Akt expliziter Determination dar. Es kann also auf verschiedenen Entwickelungsstufen, nach verschieden langen Zwischenzeiten eine neue Aktivierung noch

impliziter, oder auch bereits expliziter Potenzen stattfinden. Bei der atypischen Entwickelung kommt die explizite Determination als besonderer Akt vor, denn sie muss beim Ausgleich der irgendwie bewirkten Entwickelungsstörung Neues, dem Besonderen der Störung angepasstes Geschehen determinieren und ausführen, was als regulatorische Determination zu bezeichnen wäre. Sie ist im Typischen noch nicht vollständig enthalten, sondern erst durch die hinzugekommene Alterationsursache bewirkt, oder mindestens ausgelöst.

Da bei Amphibien, einigen Seeigeln, Quallen und Schnecken die typische Entwickelung durch Selbstdetermination der ersten Furchungszellen erfolgt, und die gesonderten Zellen unabhängig vom Ganzen sich eine Strecke weit in einer zum späteren Ganzen passenden Weise entwickeln, so muss die explizite Determinierung wenigstens jener Struktur, welche den Teil in seiner typischen Beziehung zum Ganzen charakterisiert, bereits vor der Sonderung dieser Furchungszellen stattgefunden haben. Die ersten Furchungszellen müssen demnach schon explizite als bestimmte Teile des Ganzen, als rechte oder linke Hälften mit zueinander passenden Hauptrichtungen charakterisiert sein. Aus dem Selbstdifferenzierungsvermögen der Furchungszellen leiten wir als allgemeines Gesetz ab, dass von Anfang an wenigstens die allgemeinste Gestaltung des Ganzen vom Ganzen aus explizite determiniert wird, dass es sich also von allem Anfang an um eine Kombination von Generaldetermination und Totaldetermination handelt. Aus der Selbstdifferenzierung vieler kleiner Teile der späteren Entwickelungsstufen erschließen wir das Prinzip der Bildung allmählich kleinerer expliziter Determinationsbezirke durch die Kombination von Partialdetermination und Spezialdetermination innerhalb immer kleinerer Teile. Ferner stoßen wir auf die noch der Lösung harrende Frage, wie weit bei der typischen vollkommenen ungestörten Entwickelung die anfängliche Determination ausreicht, ob sie für die ganze Periode der direkten (d. h. ohne funktionelle Reize arbeitenden) Gestaltung genügt, oder ob eine ein- oder mehrmalige Nachbestimmung, Postdetermination, vom Ganzen auf die Teile notwendig ist.

Eine sehr weitgehende Selbstdifferenzierung beliebig abgegrenzter Stücke zeigen die Versuche von Born und anderen Autoren, in denen eine Zusammenpassung und Verwachsung von großen Stücken sehr wenig differenzierter Froschembryonen gelang. Ein Gleiches zeigen auch Braus' Transplantationsversuche mit Extremitätenknospen, sowie die Transplantationsversuche vieler anderer Forscher. Ferner konnten Schaper, Harrison, Braus die Unabhängigkeit der Entwickelung des Froschembryos vom Nervensystem nach dessen Entfernung, bezw. die Unabhängigkeit der

Differenzierung der Muskulatur vom Nervensystem experimentell beweisen. Durch diese und viele andere Versuche verschiedener Forscher sind unsere Kenntnisse über die Selbstdifferenzierung beliebig von uns oder der Natur zufällig abgegrenzter Teile von Keimen und Embryonen wesentlich erweitert worden, obgleich die Ermittelung der kleinsten der Selbstdifferenzierung fähigen Bezirke noch nicht erfolgt ist.

Die Selbstdifferenzierung isolierter und transplantierter Keime zeigt, dass das Vermögen zu ihrer typischen Gestaltung bereits vor dem Eingriff in ihnen selber liegen muss, dass also schon vorher eine entsprechende Spezifikation stattgefunden hat. Unter Spezifikation verstehen wir zum Unterschied von der Differenzierung, oder der strukturellen und sonstigen formalen Veränderung, das Verändertsein oder die Besonderheit des gestaltenden Vermögens der Teile. Die Ursachen der vorhandenen Besonderheit, der Spezietät (Barfurth) des aktiven Gestaltungsvermögens verschiedener Teile des Keimes, Embryos, oder einzelner Organe liegen vor allem im Verschiedensein der Struktur und Gestalt des betreffenden Gebildes, also in seiner Differenzierung, außerdem aber auch in dem verschiedenen Gehalte des Gebildes an Keimplasma, an Reserveplasma. Zu den Ursachen für die Spezietät des abhängigen Gestaltungsvermögens kommt zu den schon vorher genannten noch hinzu die Lage der betreffenden Teile zu anderen, eine differenzierende Wirkung auf sie ausübenden Teilen; bei der passiven Potenz ist diese die Hauptsache, das Keimplasma bleibt unbeteiligt. Die Spezifikation ist zu scheiden in Selbstspezifikation und abhängige Spezifikation, ferner in typische und atypische.

Die Untersuchungen von Herbst (Bildung von Armen der Pluteus-Larven), Spemann, Herbst, Fischel, Barfurth u. a. (Bildung der Augenlinse) haben manche abhängige Differenzierung klargestellt. Ferner hat E. Neumann aus seinen Untersuchungen die Abhängigkeit der weiteren Entwickelung und Erhaltung der bereits angelegten Muskeln vom Nervensystem gefolgert, wie sie für die viel spätern Stadien schon bekannt war. Überhaupt gehören hierher die von den Pathologen ermittelten sekundären Degenerationen, welche nach Zerstörung oder Abtrennung eines Teiles in anderen Teilen auftreten. Ferner gehört hierher die durch Roerig genauer festgestellte Abhängigkeit der Geweihbildung bei den Cerviden von abnormen Zuständen der Geschlechtsdrüsen und der übrigen Teile des Körpers.

In den erwähnten Versuchen haben wir es zumeist mit von uns bestimmt lokalisierten mechanischen Eingriffen und bestimmt begrenzten Reaktionen zu tun. Bei der diffusen Einwirkung chemischer Agentien auf das Ei oder den ganzen Embryo traten meist keine diffusen Wirkungen auf, sondern sie führten gleichfalls

zu bestimmt umgrenzten gestaltenden Reaktionen, wobei aber ihre Örtlichkeit nicht von uns, sondern von der besonderen Beschaffenheit der Teile des Eies bezw. des Keimes abhängt. Herbst's Versuche über die zur Entwickelung des Seeigeleies nötigen chemischen Stoffe führten ihn zu einer umfassenden Bearbeitung der formbildenden (formativen) Reize[1]), die der Ausgangspunkt zu vielen Untersuchungen anderer Forscher wurden. Namentlich wurde die Wirkung äußerer Faktoren, z. B. Wärme, Licht, Elektrizität, Luft, flüssiges Medium, osmotischer Druck, Alkalien, Schwerkraft, Zentrifugalkraft, Luftdruck u. s. w. auf die Gestaltungsvorgänge untersucht. Dabei sind wie auch bei vielen vorher erwähnten Versuchen verschieden gestaltende Gesamtwirkungen, die Gesamtergebnisse der Tätigkeit vieler Zellen nach einem Eingriffe ermittelt worden. Wenn auch die die typischen Gestaltungen explizite bestimmenden Wirkungen noch am unbekanntesten sind, so haben uns diese Versuche doch Faktoren kennen gelehrt, welche die Realisation des Bestimmten quantitativ zu ändern vermögen. Die nächsten hier zu lösenden Aufgaben beziehen sich auf die Beeinflussung der Richtung des Realisationsgeschehens. Auch die verschiedenen Arten des Wachstums sind durch die Arbeiten von Roux, Davenport, Schaper u. a. analysiert worden; aber der Grundvorgang derselben, die morphologische Assimilation- welche die Bildung neuer typisch strukturierter, der bestehenden gleicher Lebenssubstanz bewirkt, ist noch nicht erforscht worden. Sie stellt gewiss eines der schwierigsten Probleme dar.

Da eine auf das Ei oder eine einzelne Furchungszelle ausgeübte Wirkung wegen der wiederholten Teilung dieses Gebildes sich auf einen ganzen Zellkomplex zu übertragen vermag, so entstehen aus analytisch auf einzelne Zellen oder Zellteile ausgeübten Wirkungen Gesamtwirkungen auf größere Zellmassen. Zu solchen analytischen Ausgangswirkung mit nachfolgender gestaltender Gesamtwirkung gehören auch die Versuche über künstliche Parthenogenesis durch Einwirkung physikalischer und chemischer Agentien, welche zuerst von den Gebrüdern Hertwig angebahnt und dann von J. Loeb und vielen anderen Autoren weiter ausgebildet wurden. Die Wirkungen können durch sehr verschiedene chemische Substanzen veranlasst werden, woraus hervorgeht, dass es sich hier nicht um spezifisch chemische, sondern allgemeinere physikalische Wirkungen der geprüften Agentien handelt. So sind durch die Untersuchungen von Loeb, Bataillon, Delage bereits die osmotischen Wirkungen als bedeutungsvolle Faktoren für das Zustandekommen der künstlichen Parthenogenese erkannt worden. Die

1) Herbst „formativer Reiz" ist gleichbedeutend mit Roux's differenzierendem Faktor.

Versuche über künstliche Parthenogenese lehren, dass die beiden mit der Befruchtung ausgeübten Wirkungen, nämlich die Anregung des Eies zur Entwickelung und die Vererbung, die Übertragung der väterlichen Eigenschaften auf das Ei vollkommen unabhängig von einander sein können und in ihrem Wesen gar nichts miteinander zu tun haben. Die Anregung des Eies zur Entwickelung kann für eine weite Entwickelungsstrecke hin anstatt durch den Samen auch durch verschiedene chemisch-physikalische Reize erfolgen.

Daran reihen sich Versuche von Boveri, H. E. Ziegler, Delage u. a. über Befruchtung von kleinen kernlosen Dotterstücken (Cytoplasmastücken) des Seeigeleies durch Samen, männliche Parthenogenese oder Marogonie genannt, welche als Entwickelung eines Samenkörpers gedeutet wird. Das Eiplasma stellt dann nur die anregende und nährende, nicht aber die Gestaltung gebende, determinierende Substanz dar. Von einer großen Reihe von Autoren (Hofer, A. Gruber, Balbiani, Nussbaum, Ziegler, Boveri, R. Hertwig, zur Strassen, Gerassimow u. a.) wurden analytische Versuche über den besonderen Anteil des Zelleibes, Zellkernes und des Zentralkörperchens an der Gestaltungstätigkeit der tierischen Zelle angestellt, bei denen es sich um die genauere Ermittelung des Ortes der determinierenden und ausführenden Potenzen innerhalb der Zelle handelt.

Auch die Frage der Vererbung vom Individuum (Soma) neuerworbener Eigenschaften auf die Nachkommen ist experimentell vielfach studiert worden und hat in einigen Fällen diffuser Einwirkung (Temperaturversuche an Schmetterlingspuppen von Weismann, Standfuß, E. Fischer) die Vererbung scheinbar beweisende Resultate ergeben. Roux, ebenso auch Rabl hält aber die Ergebnisse dieser Versuche einer wesentlich anderen Deutung zugänglich. Versuche über künstliche Bestimmung des Geschlechtes der Nachkommen durch die Nahrung haben nur bei niederen wirbellosen Tieren ein zuverlässiges Resultat ergeben (M. Nussbaum, Maupas, Emery); auch Bastardierungsversuche sind wenigstens vom formal-analytischen Standpunkt aus erfolgreich angestellt worden. Durch die Untersuchungen von H. E. Ziegler, Rhumbler, M. Heidenhain, Reinke u. a. ist auch die experimentelle Erforschung des Zell- und Kernteilungsmechanismus mit Erfolg begonnen worden. Endlich ist noch eine große Reihe von Versuchen über die allgemeinste Struktur des Zellbildes und einige seiner gestaltlichen und funktionellen Leistungen angestellt worden, durch welche manche komplex erscheinenden Vorgänge als Wirkungen der rein physikalischen Oberflächenspannung erkannt worden sind, wie z. B. die Bildung der wabenförmigen Struktur des Protoplasmas, die Nahrungsauf-

nahme und Ausscheidung des Unverdauten, ferner die Bildung und Kontraktion von Vakuolen, Aussendung und Einziehung von Fortsätzen, sowie die Wanderung gegen einen Punkt, endlich die Gehäusebildung von Protisten aus fremden Stoffen. Bei diesen Forschungen auf dem Gebiete der Zellmechanik wurde mit großem Erfolge der anorganische Versuch zur Aufklärung des organischen Geschehens herangezogen. Dabei wurde erkannt, dass durch einfache physikalische Wirkungsweisen typisch organische Gestaltungen realisiert, bezw. sogar determiniert werden, wenngleich im einzelnen der gestaltende Anteil der verschiedenen Oberflächenkräfte noch strittig ist. Jedoch das Meiste der typisch wiederkehrenden organischen Gestaltung muss wohl noch auf lange Zeit hinaus von komplexen Faktoren abgeleitet werden, welche diese vererbte Wiederholung determinieren. Auch das von Roux entdeckte Anziehungsvermögen (Cytotropismus), welches viele Zellen aufeinander ausüben, sowie das Vermögen der Selbstordnung sich berührender Furchungszellen lässt sich in seinem Ausführungsgeschehen von der Wirkung der Oberflächenspannung ableiten (Roux, Rhumbler, zur Strassen, Heidenhain). Ferner wurde von Barfurth, Eugen Schultz, R. Hertwig der Einfluss der Fütterung und des Hungers auf die Zellstrukturen untersucht, ja Tangl versuchte sogar den Energieverbrauch bei der tierischen Entwickelung zu bestimmen, was Pfeffer für Pflanzen bereits unternommen hatte.

Alle bisher genannten Versuche beziehen sich auf ursächliche Wirkungen derjenigen Periode, die als die Periode der direkten Gestaltung, Periode der Organanlage bezeichnet wurde. Viel weniger hat sich die experimentelle Forschung mit der zweiten Gestaltungsperiode, der Periode der feineren funktionellen Ausgestaltung des Angelegten durch die Funktion selbst beschäftigt. Das Meiste was wir darüber und die qualitativ hierher gehörige funktionelle Anpassung wissen, verdanken wir den Arbeiten der Kliniker und Pathologen.

Wenn wir die bisher genannten Ergebnisse der kausalen Erforschung des Typischen im Allgemeinsten überblicken, so fällt zunächst auf, dass die zunächst von His begonnene Ableitung der Form von den Wachstumsgrößen fast gar nicht experimentell behandelt worden ist, die meisten analytisch arbeitenden Forscher haben sich vielmehr den von Roux aufgestellten neuen Fragen zugewandt. Am weitesten ist dabei die Ortsforschung fortgeschritten; auch die Untersuchungen über die Zeit der expliziten Determination einiger Gestaltungen haben bereits begonnen. Aber auch die Qualitätenforschung wurde bereits mit Erfolg gefördert, welche die Ermittelung der gestaltenden Wirkungsweisen der durch die Ortsforschung erkannten Faktoren und Komponenten erstrebt. Freilich muss gegenwärtig fast alles in typischer Weise determinierend Wirkende auf komplexe

Wirkungsweisen bezogen werden, während fast nur die Ausführung des Determinierten und seine Alteration auf anorganische Wirkungen zurückgeführt werden konnte. Es ist aber zu hoffen, dass später, bei weiterem Ausbau der Qualitätenforschung an Stelle der Selbstdifferenzierung und abhängigen Differenzierung die im Einzelnen erkannten Wirkungsweisen und deren Wirkungsgrößen treten werden. Als allgemeinstes Ergebnis aller bisherigen kausalen Forschung über die individuelle Entwickelung wurde die Erkenntnis errungen, dass die Grundlage der individuellen Entwickelung ein typisch sich wiederholendes Geschehen ist, welches sich gesetzmäßig vollzieht. Ein derartiges Geschehen ist aber auf Grund rein mechanistischer, physikalisch-chemischer Theorien (Maschinentheorien) prinzipiell erklärbar.

Einer mechanistischen Erklärung scheinen aber die Tatsachen der Selbstregulation wenig zugänglich zu sein. Die Erscheinungen der Regeneration, der funktionellen Anpassung, sowie der Anpassung an den Wechsel der äußeren Bedingungen veranlassten Roux seinerzeit das Vermögen der Selbstregulation in allen Funktionen der Lebewesen, insbesondere in den Gestaltungsfunktionen, den allgemeinen elementaren Eigenschaften (nicht aber als eine besondere Funktion, wie irrtümlich interpretiert wurde) der Organismen zuzuzählen. Die Selbstregulation der Gestaltungsfunktionen bewirkt die mehr oder weniger vollkommene Wiederherstellung des typischen Baues nach seiner Störung. Solche Störungen können bewirkt werden durch innere Vorgänge im Keimplasma, die aber in letzter Linie durch äußere Einflüsse, wie besondere Beschaffenheit der Nahrung, der Temperatur u. s. w. bedingt sind, oder durch direkte äußere Einwirkungen auf das befruchtende Ei, den Embryo oder spätere Stadien (Schädigung. Defekt, Deformation). Ferner kann die Selbstregulation das Auftreten von Störungen vollkommen verhindern, wenn die stattgehabte Einwirkung nur eine geringe Veränderung herbeizuführen vermochte. Durch die Selbstregulation wird die Selbsterhaltung des Lebens und seines Typus bezw. der Norm trotz des Wechsels der Verhältnisse innerhalb gewisser Grenzen gewährleistet. Durch die Selbstregulation wird auch die Selbsterhaltung des Lebens im weiteren Sinne bewirkt infolge zweckmäßer, die Dauerfähigkeit erhöhender Änderungen des Individuums oder der Spezies in neuen die Organisation nicht direkt störenden Verhältnissen, welche Änderungen in der „direkten“ Anpassung an diese Verhältnisse bestehen und hauptsächlich, aber nicht allein durch „funktionelle“ Anpassung bewirkt werden. Nach aller unserer Erfahrung stellen die Organismen in hohem Maße in sich geschlossene Determinationskomplexe dar; dadurch werden sie zu Selbstbildungs- und Selbsterhaltungsmaschinen.

Auch die Halbembryonen des Frosches zeigen morphologische Selbstregulation, indem sie die fehlende Hälfte später unter von der typischen Entwickelung wesentlich abweichenden formalen Vorgängen nachbilden. (Postgeneration). Als Postgeneration hat Roux die zuerst von ihm beobachtete verspätete, nachträgliche Entwickelung eines Teiles des Keimes oder Embryos bezeichnet, während der übrige Teil des entsprechend entwickelten Lebewesens bereits explizite gebildet worden war. Es kommen alle denkbaren zeitlichen Zwischenstufen des Auftretens der Postgeneration vor. Die Postgeneration kann mit und ohne Verwendung der operierten Blastomere sich vollziehen. Die sichtbaren Vorgänge der vielen speziellen Arten von Postgeneration sind sehr verschieden und hängen von dem Grade der Veränderung der operierten Zelle ab, welcher durch den Zeitpunkt der Operation innerhalb der Laichperiode mitbedingt ist; denn am Anfang einer rechtzeitigen Laichperiode sind die regulatorischen Fähigkeiten viel stärker und werden rascher aktiviert als am Ende. Von der Postgeneration ist die Regeneration scharf zu trennen, denn bei der letzteren handelt es sich um die Wiederbildung, den Ersatz von schon vorhanden gewesenem explizite Gebildetem, welches später verloren gegangen ist. Wenn man sich auch die sehr frühzeitige Postgeneration als nur zeitlich verschieden von der typischen Entwickelung vorstellen könnte, so weicht doch die sehr verspätete Postgeneration der Hemiembryonen wesentlich vom typischen Gestaltungsverlaufe ab, wie es namentlich bei der von Roux bis jetzt allein beobachteten Postgeneration der Semigastrula und Hemiembryonen ohne Verwendung von Material der operierten Eihälfte der Fall ist. Der wesentlichste Punkt der Roux'schen Auffassung, dass die Postgeneration der späteren Stadien, am sichersten die der Froschembryonen, keine Selbstdifferenzierung wie die typische Entwickelung darstellt, sondern durch determinierende Wirkungen bedingt ist, welche von der primär entwickelten Keimhälfte ausgehen, ist auch durch Morgan's Versuche nicht widerlegt worden.

Viel neue Erkenntnise brachten die Regenerationsversuche, sowohl über die Arten als auch über die inneren und äußeren Bedingungen der Regeneration. Von diesen Versuchen seien nur einige wenige genannt, so die Versuche von Barfurth-Rubin, Loeb, G. Wolff, Goldstein, Monti welche lehrten, daß die Determination der Regenerationsgestaltung unabhängig vom Zentralnervensystem ist, während die Ausführung des Determinierten von ihm abhängig erscheint. Ferner seien genannt die experimentelle Regeneration der Linse von der Iris anstatt von Epidermis aus (G. Wolff, Colucci, Fischel, Barfurth, Dragendorff, Fr. Reinke u. a.), dann das Ausbleiben der Regeneration nach Auslösung des Knochens in den Gelenken also ohne Verletzung

der Skeletteile (Fraisse, Wendelstadt, Morgan), sowie die Regeneration des Wadenbeines vom Schienbein aus (Marg. Reed). Einen weiteren Schritt stellen die Versuche Forstmann's über die Beeinflussung der Sprossungsrichtung sich regenerierender Nerven durch neurotropisch wirkende Substanz (Gehirnsubstanz) dar.

Die an Eiern und wenig entwickelten Embryonen angestellten Versuche führten zur Erkenntnis von Regulationen, die sich dem bei der typischen Entwickelung derselben Phasen bisher erkannten Entwickelungsgeschehen eng anschließen und es wesentlich zu modifizieren scheinen. Diese Forschungen gingen von Driesch aus, der eine große Reihe von Versuchen anstellte und bei der theoretischen Durcharbeitung dieses schwierigen Gebietes zu einer, fast möchte man sagen „leider", teleologisch-vitalischen Auffassung der Lebensvorgänge gelangt ist. Bei der Wiederholung der Versuche über die Leistungen isolierter Furchungszellen an anderem Material als am Frosch erhielten die Untersucher anstatt der Halbembryonen wie beim Frosch, sogleich, oder wenigstens sehr bald ganze Embryonen. (Driesch, Zoja u. Maas, Morgan u. a.) Aus allen hierher gehörigen Untersuchungen muss geschlossen werden, dass je nach der verschiedenen Differenzierung des Dotters die gestaltlichen Leistungen des Eies bestimmt sind. Nach den hierher gehörigen Versuchen haben wir drei Arten von Eiern zu unterscheiden. Eine Gruppe von reifen Eiern (Amphibien, Seeigel, Quallen, Schnecken, Würmer) besitzt nach der Befruchtung bereits einen derartig differenzierten Dotter, dass die durch Selbstteilung entstandenen Furchungszellen, oder kurz vorher mechanisch hergestellten größeren Teilstücke sich zu Embryoteilen entwickeln, welche der Lage und Größe des verwendeten Teilstückes zum ganzen Ei der Hauptsache nach entsprechen. Bei diesen Tieren sind bereits die ersten Furchungszellen in ihrem typischen Entwickelungsvermögen ungleichwertig, also spezifiziert. Die zweite Gruppe reifer Eier (*Medusen*, *Amphioxus*, *Fundulus*, *Leuciscus*) besitzt einen derartig indifferenten Dotter, dass jede ein halbes, viertel oder achtel Ei darstellende isolierte Furchungszelle sogleich einen ganzen nur entsprechend kleineren Embryo bildet. Hier scheinen die ersten Furchungszellen in ihrem typischen (?) Entwickelungsvermögen gleichwertig totipotent zu sein. Bei der dritten Gruppe von Eiern (Amphibien) kann jede der ersten Furchungszellen je nach ihrer Dotteranordnung entweder einen Halbembryo, oder auch mehr bis zu einem Ganzembryo hervorbringen. Ja es ist sogar experimentell gelungen, willkürlich Halb- oder Ganzembryonen zu erzeugen, je nachdem durch den experimentellen Eingriff die Dotteranordnung der eines halben oder ganzen Eies ähnlich gemacht wurde. (Roux, Endres, Spemann, Schultze, Morgan, Wetzel, Heider, R. Hertwig u. a.)

Wenn durch die Isolation oder andere Ursachen die innere Dotteranordnung der Furchungszellen geändert worden ist, dann stellen diese wesentlich neue Gebilde mit neuen vorher nicht in ihnen gelegenen Gestaltungsvermögen dar. Infolge dieser Änderungen und der vielleicht durch den Defekt ausgelösten frühzeitigen Postgeneration können die gestaltenden Leistungen dieser isolierten Zellen uns keine Kenntnis über das ihnen typischer Weise eigene Gestaltungsvermögen vermitteln, weil dieses typische Selbstdifferenzierungsvermögen nur dann allein wirksam wäre, wenn bei der Isolation jede Unordnung der Dotterstruktur mit darauffolgender Postgeneration unterblieben wäre. Es wäre daher denkbar, dass bei der zweiten Gruppe von Eiern die zur Bildung von Teilembryonen ausreichende spezifische Dotteranordnung der ersten Furchungszellen so gering ist, dass die bei ihrer Isolation zustandegekommene, für uns allerdings nicht wahrnehmbare Umänderung der Dotteranordnung dennoch eine hinreichende Alterationsursache zur Bildung von Ganzembryonen darstellt. Nach Driesch dagegen wäre die Struktur der ersten Furchungszellen dieser Eier zwar nicht vollkommen gleich, aber doch nur unwesentlich verschieden, sodass die Furchungszellen aequipotent wären. Dann würde die Isolation ohne Weiteres, also ohne Änderung der Dotterstruktur, die Ganzbildung bewirken. Es wäre aber auch möglich, dass eine andere, vielleicht bei Medusen und Amphioxus vorkommende typische Art der Entwickelung existiert, bei der entweder keine, oder nur eine geringe, oder erst spät eintretende Selbstdifferenzierung von Teilen stattfindet, während durch lange Zeit eine hochgradig vom Ganzen abhängige Differenzierung der Teile besteht. In diesem Falle wären die ersten Furchungszellen anfangs wenig verschieden von einander und könnten sich nach der Isolation leichter und rascher zu Ganzembryonen entwickeln.

Die Möglichkeit verschiedener Arten der typischen Entwickelung bei verschiedenen Tierabteilungen ist keineswegs von der Hand zu weisen, deren Verschiedenheit sich nur auf die Art der Herstellung des Ganzen bezieht. Eine Art der typischen Entwickelung ist die Selbstdetermination der einzelnen Furchungszellen und vieler späterer Zellen, wobei die vorausgegangene Determinierung für die ganze erste Entwickelungsperiode ausreicht, oder typischerweise noch Nachdetermination vom Ganzen auf die Teile bezw. von größeren auf kleinere Teile notwendig ist. Eine andere Art typischer Entwickelung wäre die, bei welcher die Gestaltung aller Teile fortwährend vom Ganzen aus bestimmt wird; ihr Vorkommen ist allerdings noch nicht erwiesen. Den ersten Entwickelungstypus bezeichnet Roux als Entwickelung unter Selbstdifferenzierung von Teilen, den zweiten als Entwickelung durch totale Wechselwirkung, zwischen

beiden sind alle Zwischenstufen als typische Modi möglich. Ja eine genetische Betrachtung über die natürliche Entstehung der Ontogenesis lässt das Vorkommen des zweiten Entwickelungstypus und seiner Übergänge zum ersten wahrscheinlich erscheinen. Nach Roux's Ausführungen ist die Entwickelung durch totale Wechselwirkung vermutlich die primär entstandene Art; die Entwickelung unter Selbstdifferenzierung von Teilen wäre dagegen erst nach Erwerbung sehr erheblichen, ausreichenden Schutzes von Störungen als eine Vereinfachung gezüchtet worden.

Besondere Beachtung verdienen Spemann's Versuche der experimentellen Erzeugung von Doppelbildungen durch tiefe Einschnürung der Blastula und Gastrula in ihrer Mitte, also durch annähernde Isolation der Keimhälften auf relativ späten Entwickelungsstufen. Andererseits gelang auch die experimentelle Verschmelzung von Eiern zu einem Ei mit nachfolgender Bildung eines Riesenembryos (Metschnikoff, Sala, zur Strassen), ja sogar die Verschmelzung bis zur Blastula entwickelter Seeigel (Driesch, Morgan). Diese Versuche lehren im Gegensatz zu denen über die Selbstdetermination vieler Zellen unter typischen Verhältnissen, dass unter atypischen Verhältnissen die Gesamtformation über den Teilen steht und die Entwickelung dieser bestimmt und beherrscht, wenn die Abweichung vom Typischen genügend groß und entsprechend geartet ist.

Die gesamten Erfahrungen über die typische und atypische Entwickelung führen zu folgender allgemeiner Erkenntnis: Unter typischen Verhältnissen entwickeln sich bei vielen Tieren die ersten Furchungszellen sowie die Komplexe ihrer Nachkommen in hohem Grade selbständig; auch viele späteren Zellen haben ein wenn auch nur geringes Selbstdifferenzierungsvermögen. Treten dagegen erhebliche Störungen der typischen Verhältnisse, besonders durch hochgradig teilende Deformationen, oder durch Defekte ein, dann wird die Selbständigkeit der Entwickelung dieser Zellen vermindert, ja sogar aufgehoben. Dann treten differenzierende Wirkungen vieler oder aller Zellen in gesetzmäßiger Weise auf, indem die Teile unter die determinierende Wirkung großer Teile bezw. des Ganzen kommen, die nun eine regulierende ist.

Diese Aufhebung der Selbständigkeit des formalen Lebens der Teile bei tiefgreifenden Störungen, welche den Eintritt eines formalen Gesamtlebens bewirken, lässt ein früher von Roux beobachtetes elektrisches Verhalten der Morula und Blastula des Frosches bedeutsam und verständlich erscheinen. Bei elektrischer Durchströmung einer leitenden Flüssigkeit, in der sich die Morula oder Gastrula eines Frosches befindet, zeigen frische, lebenskräftige Keime an jeder einzelnen oberflächlich liegenden Zelle, je nach ihrer Lage

ein oder zwei sichtbar veränderte Polfelder und zwischen ihnen ein unveränderter Teil, den Äquator. Stark geschwächte, oder nahe dem Absterben befindliche Keime reagieren nur noch als Ganzes, wie ein ungeteiltes Ei, indem der ganze Keim nur zwei große Polfelder aufweist, von denen jedes aus vielen in toto veränderten Zellen besteht. Zwischen diesen Polfeldern liegt der gleichfalls aus vielen aber gleichmäßig unveränderten Zellen zusammengesetzte Äquator. Roux deutet diese Erscheinung dahin, dass die Zellen der lebenskräftigen Keime durch eine wie ein Elektrolyt sich verhaltende Substanz getrennt sind; bei Störungen wird aber diese Trennung teilweise oder ganz aufgehoben. Diese Versuche stellen vielleicht einen ersten Schritt dar zur Erkenntnis der Vermittelung regulatorischer Wirkungen unter den Zellen junger Keime, welcher noch weiter ausgebaut werden muß.

Die Determination der Gestaltung bei den atypischen Vorkommnissen, wie Verschmelzung von Eiern, Entwickelung von Teilstücken der Eier zu Ganzbildungen, Entstehung von Doppelbildungen beruht nach allen bisherigen Erfahrungen in erster Linie auf der Beeinflussung und Wirkung des Eiplasmas nicht des Zellkernes (Driesch, Roux, Boveri, Fischel, Wilson u. a.). Diese Wirkungen sind vielleicht nur so lange möglich, als das Plasma der späteren Zellen wenigstens noch teilweise die anfänglich determinierende Eigenschaften hat. Das Plasma besorgt demnach besonders die Determination der allgemeinsten Gestaltungen, während an der speziellen Art der „Ausführung des Determinierten“ wohl auch der Zellkern wesentlichen Anteil hat, was aus manigfachen Gründen angenommen werden muß. Die Wirkungsweisen der Regulationsgestaltungen sind natürlich viel komplizierter und daher auch schwerer zu ermitteln als die typischen Vorgänge, weshalb eine erfolgreiche Untersuchung der ersteren erst nach annähernder Ermittelung des typischen Geschehens erfolgen kann; trotzdem dürfen wir aber an der mechanistischen Erklärbarkeit der gestaltenden Regulationsvorgänge festhalten.

Die experimentelle Forschung hat uns zwei wesentlich verschiedene Entwickelungsmöglichkeiten kennen gelehrt, die typische und die regulatorische. Die erstgenannte tritt bei typischer Beschaffenheit des Keimplasmas und beim Fehlen aller störenden Einwirkungen auf und führt auf einem für jede Spezies feststehendem Wege zur Bildung typischer Zwischen- und Endprodukte. Sie verläuft bei vielen Tieren mit Selbstdifferenzierung großer und kleiner Teile, während vielleicht bei manchen Tieren die Teile in ihrer Gestaltung länger und in höherem Grade vom Ganzen abhängig sein können. Die regulatorische Entwickelung ist dagegen dadurch charakterisiert, dass sie bei Abweichung vom typischen

Entwickelungsverlauf, die entweder durch atypische Beschaffenheit des Keimplasmas oder durch störende äußere Einflüsse herbeigeführt werden kann, dennoch die Gestaltung früher oder später, ganz oder teilweise zum Typischen zurückführt und dem bereits mehr oder weniger Entwickelten zugefügten Defekte ersetzt.

Manche Biologen, besonders Driesch, sehen in den vielfachen neuermittelten Regulationsvorgängen ein teleologisches, von einem zweckmäßig tätigen Agens ausgehendes Gestaltungsgeschehen, ja einzelne gehen sogar soweit alles Gestaltungsgeschehen des Keimes und Embryos auf Wechselwirkung aller Teile zu beziehen und auch das typische Geschehen als regulatorisch verlaufend zu betrachten. Daraus folgern sie dann, dass die organischen Gestaltungen nur durch die Annahme zwecktätig gestaltender Potenzen voll zu erkennen und zu würdigen seien. Da Roux in den organischen Gestaltungen und ihren Regulationen keine wirklichen Zweckmäßigkeiten zu erblicken vermag, so suchte er zu einer objektiven Auffassung der zweckmäßigen Eigenschaften zu gelangen, indem er die teleologische Bezeichnung Zweckmäßigkeit durch den objektiveren Terminus Dauerfähigkeit, bezw. Erhöhung der Dauerfähigkeit, oder Dauerförderung ersetzte. Übrigens ist die gestaltliche Selbstregulation durchaus nichts den Organismen allein eigentümliches (Regeneration der Kristalle Rauber, Przibram) und außerdem sind alle organischen Regulationen ihrer Art und Leistungsgröße nach in ganz bestimmte Grenzen gebannt und liefern keineswegs immer Zweckmäßiges, Dauerförderndes, wie die Superregeneration (Barfurth u. a.) beweist. Da diese Leistungen sogar sehr unzweckmäßige sind, so weisen sie anstatt auf ein zweckmäßiges Geschehen nur zu deutlich auf mechanistische Einschränkungen und Ursachen hin.

Auch die funktionelle Anpassung sollte nach früheren Auffassungen nur einer teleologischen Erklärung zugänglich sein, während gegenwärtig die meisten Forscher, ja sogar Driesch, in Übereinstimmung mit Roux die funktionelle Anpassung als ein Reizgeschehen betrachten, womit sie mechanistisch erklärbar ist. Trotzdem das gestaltliche Geschehen der funktionellen Anpassung sich tausenden von Einzelnfällen anpasst, so kann es doch auf zwei während der zweiten Hauptperiode der individuellen Entwickelung vorhandene Reaktionsweisen zurückgeführt werden. Entweder bildet jedes tätige Gewebe durch die Wirkung der Funktion sich selbst neu, bezw. es wird aus bestimmten Matrices neu gebildet (Aktivitätshypertrophie), oder jedes dauernd untätige Gewebe assimiliert in einer zum Ersatz des Verbrauchten unzureichenden Weise, wodurch es schwindet, oder seine Widerstandsfähigkeit verliert und dann von bestimmten Zellen zerstört wird (Inaktivitätsatrophie). Der funktionelle Reiz kann die Neubildung eines jeden

Gewebes in größerem als dem zur Funktion nötigem Maße, also bis zur Überkompensation anregen und steigert dadurch die Selbsterhaltungsfähigkeit des Gewebes, dessen Turgor gegen den Druck der Nachbarteile. (Prinzip der trophischen Wirkung der funktionellen Reize), während andererseits beim Fehlen der funktionellen Reize die Selbsterhaltungsfähigkeit vermindert wird. Das wesentliche Geschehen ist einmal die der verstärkten Funktion entsprechende Vermehrung der fungierenden Substanz und zweitens ihre der Lokalisation des funktionellen Reizes entsprechende Lokalisation. Dabei ist es ganz gleichgültig, ob der funktionelle Reiz die die verstärkte Funktion vollziehende Substanz (kontraktile Muskelsubstanz, sezernierende Drüsensubstanz, Interzellularsubstanz des Knochens, oder die Bindegewebefibrillen), oder ihre in den Zellen befindliche und entsprechend verteilte Matrix zur Vermehrung anregt. Dass die Aktivitätshypertrophie und Inaktivitätsatrophie zur Erklärung aller funktionellen Strukturen ausreichen, beruht darauf, dass bei jeder neuen Gebrauchsweise eines Organes die an Ort und Stelle vorhandenen mechanischen Bedingungen infolge der angenommenen Reaktionseigenschaft der Gewebe derartig wirken, dass bei gleichzeitigem Fehlen anderer Bildungs- und Erhaltungsreize) in ausreichender Zeit eine der Funktionsweise angepasste Struktur bezw. Gestalt des Organes entstehen muss. (Prinzip der direkten Selbstgestaltung des Zweckmäßigen).

Wir wollen uns nun einer kurzen Analyse der Regeneration zuwenden. Bei der Regeneration von Defekten bildet jedes Lebewesen nur das seiner Art Entsprechende, soweit es dem entwickelten defekten Gebilde zum ideelen Ganzen fehlt. Da man annehmen muss, dass in vielen, besonders aber in den an der Regeneration beteiligten Zellen noch indifferentes Keimplasma vorhanden ist, welches das ganze Lebewesen im unentwickelten Zustande, also implizite repräsentiert (C. Weigert, Weismann, Roux), so ergibt sich als allgemeines Problem die Frage, wie unter Mitwirkung des unentwickelten Ganzen ein Stück des entwickelten Ganzen wieder zum entwickelten Ganzen ergänzt werden kann. Dabei bestimmt jedenfalls das vorhandene Entwickelte, was aus dem noch unentwickelten Ganzen explizite hergestellt werden soll. Diese Ableitung der Regeneration stellt ein rein mechanistisches Problem dar. Sie zwingt uns zu der Annahme, dass bei den regenerationsfähigen Lebewesen durch eine Störung des entwickelten Individuums gestaltende Wirkungen in dem Reserve-Keimplasma der entwickelten oder auch der noch nicht differenzierten Zellen wachgerufen werden, welche zur Wiederherstellung des entwickelten Ganzen führen. Nach den bisherigen deskriptiven Beobachtungen kann diese Wiederherstellung durch folgende drei durch Übergänge

verbundene Weisen geschehen: 1. Regeneration durch Sprossung unter einfachem Anschluss des neu zu Bildenden an das vorhandene, nur am Defektrande sichtbar veränderte entwickelte Stück. 2. Regeneration durch Umordnung und Umdifferenzierung von Zellen (Roux, Morphalaxis Morgan); Regeneration unter Umgestaltung des ganzen noch vorhandenen Stückes (Nussbaum u. a.) 3. Regeneration nach Einschmelzung und anscheinend vollständiger Rückbildung, Entdifferenzierung der expliziten Gestaltung unter vollkommener Neubildung des Ganzen (Driesch). Die Regeneration durch Umordnung und Umdifferenzierung findet also unter Beteiligung des ganzen im entwickelten Zustand vorhandenen Stückes, oder eines großen Teiles desselben statt und ist darin der typischen Entwickelung durch totale Wechselwirkung ähnlich. Die Regeneration durch Sprossung dagegen geschieht bloß unter gestaltlicher Umänderung der in der Nähe des Defektes liegenden Teile und wird nach Barfurth's Untersuchungen nur durch die determinierende Wirkung der dem Defekt benachbarten entwickelten Teile hervorgebracht, wobei sich die Regeneration der Hauptsache nach unter Selbstdifferenzierung des dem Defekt benachbarten Stückes vollzieht; sie ist also ähnlich der typischen Entwickelung unter Selbstdifferenzierung von Teilen. Die Regeneration durch Sprossung ist vielleicht phylogenetisch erst nach der Regeneration durch Umordnung und Umdifferenzierung erworben worden, während als ältester Modus die mit Entdifferenzierung (Ribbert einhergehende Regeneration anzusehen sein dürfte. Wir können uns vorstellen, dass die drei untereinander durch Übergänge verbundenen Regenerationsweisen allmählich während der Phylogenese auseinander hervorgegangen sind.

Der Ausgleich der experimentellen Störungen der Anordnung der Zellen stellt uns vor die Frage, auf welche Weise das atypisch gemachte Entwickelte durch die Mitwirkung des noch im unentwickelten Zustande befindlichen, vorhandenen Typischen wieder zum Typischen umgestaltet, oder bei der weiteren Entwickelung typisch ausgestaltet werden kann. Hier liegt ein rein mechanistisches, prinzipiell erklärbares Phänomen vor. Denn unter allen diesen abnormen Verhältnissen, welche die Regulationen wecken, ist die Art der abnormen Veränderung selbst die zureichende determinierende Ursache der zu ihrem Ausgleich nötigen regulatorischen Leistung. Hier ist die Regulation in derselben Weise wie die funktionelle Anpassung bedingt. In ganz analoger Weise ist auch die chemische Selbstregulation (Antitoxinbildung) auf dem Boden der Ehrlich'schen Seitenkettentheorie einer mechanistischen Erklärung zugänglich, indem die Immunität durch eine Überkompensation im Ersatze des Verbrauchten (Antitoxine) zustande käme. Die Überkompensation im Ersatz des Verbrauchten ist wenigstens für

bestimmte relative Größen des funktionell bedingten Verbrauches als eine allgemeine Leistung der Gewebe erkannt und zur Erklärung der funktionellen Anpassung verwendet worden. Auf eine mechanistisch bedingte Einschränkung der chemischen Selbstregulation deutet die Erfahrung, dass nicht gegen alle Gifte, deren Einwirkung der Organismus übersteht, eine Immunität erworben wird, und dass, durch gewisse Erkrankungen, z. B. Diabetes das Regulationsvermögen des Körpers herabgesetzt wird. Auch die dauernde Immunität kann nach Roux auf mechanistischer Basis erklärt werden, wenn wir annehmen, dass bei der Gifteinwirkung infolge einer inneren Umzüchtung der Zellen und Isoplassonten sich die widerstandsfähigen Zellen vermehren und so die zerstörten Zellen ersetzen, sodass der Körper endlich aus lauter widerstandsfähigen Teilen besteht. Es wäre das ein Spezialfall einer Teilauslese durch Intralselektion.

Auch die als allgemeine Gewebsqualität angenommene Leistung der Überkompentation ist durch die erhaltene Auslese während früher Stufen der Phylogenese, sowie durch die züchtende Wirkung des Kampfes der Teile mechanistisch erklärbar. Da ferner auch bei der Regeneration und Postgeneration die besondere Art der Störung zugleich auch die Bedingungen der zu ihrem Ausgleich nötigen Regulationen schafft, sofern bestimmte allgemeine Korrelationen zwischen Impliziten und Expliziten vorhanden sind, so haben wir schon die allgemeinsten Bedingungen der organischen Regulationen als mechanistische erkannt, trotzdem das Spezielle zum größten Teile noch vollständig unbekannt ist. Es wäre aber unrichtig, aus dem Unbekanntsein des Speziellen auf die prinzipielle Unmöglichkeit einer mechanistischen Erklärung des organischen Gestaltungsgeschehens zu schließen. Die direkt gestaltende Seele des Aristoteles, welche in den Anschauungen der modernen Teleologen allerdings in verbesserter Form und moderner Kleidung wiedererscheint, ist zur Ableitung der ontogenetischen Gestaltungsprozesse prinzipiell nicht nötig, weil die bestimmenden materiellen Bedingungen stets in prinzipiell zureichender Weise vorhanden sind und aufgedeckt werden können.

Diese ausführliche Darstellung der Erfolge und Ziele der Entwickelungsmechanik zeigt wohl hinreichend, dass wir hier einem der interessantesten und aussichtsreichsten Forschungsgebiete gegenüberstehen, welches die Mitarbeit aller Biologen, auch der Physiologen dringend erheischt und allen beteiligten Forschern reichen Lohn der Erkenntnis zu bieten vermag. Wenn meine Darstellung imstande wäre, die Physiologen für die Entwickelungsmechanik zu interessieren, dann hat sie ihren Zweck erreicht.

Die neueren Forschungen auf dem Gebiet der Eiweifschemie und ihre Bedeutung für die Physiologie.

Von Dr. Franz Samuely,
Assistent an der med. Klinik Göttingen.

Nichts mag auf dem großen Gebiet der Biologie und Physiologie verlockender sein, als die Forschung über die Natur, das Wesen und das Schicksal der Eiweißkörper. Denn diese sind die Träger des Lebens.

Zahlreich sind die Forschungen und zahlreich die Fragestellungen, die jeder Fortschritt in der Erkenntnis dieses Gebietes gezeitigt hat. Und dennoch steht der Erfolg in keinem Verhältnis zu der unendlichen Mühe der angewandten Arbeit. Dies hat seinen fasslichen Grund. Bei jenen Untersuchungen, die sich mit dem Ablauf, dem Wechsel und den Bedingungen der Lebensprozesse befassen, arbeiten wir mit einer Unbekannten, eben dem Eiweiß selbst. Denn die Proteine sind physikalisch einigermaßen, chemisch aber kaum definierte Begriffe. Sind so alle Schlüsse durch die qualitativen Schwierigkeiten beeinträchtigt, so kommen noch Bedingungen hinzu, die eine quantitative Erforschung nahezu unmöglich macht. Denn alle jene Orte, an denen wir das Schicksal und die Transformation von zugeführtem Eiweiß verfolgen, d. h. die Träger aller Stoffwechselprozesse sind selbst so reich an Eiweiß, dass sich die Versuchsergebnisse kaum zu mehr als einer Hypothese verdichten lassen.

So ist und bleibt es für die Biologie das erste Postulat, die Eiweißkörper in ihrer Zusammensetzung zu kennen. Durch Kühne und seine Schüler haben wir gelernt, dass die Proteine durch Säuren oder verdauende Fermente über den Weg der Albumosen und Peptone in Aminosäuren zerfallen. Hofmeister und seinen Schülern verdanken wir insbesondere die zahlreichen wertvollen Arbeiten über die Natur der Albumosen[1]). Es gelang, diese anscheinend einfacher zusammengesetzten Eiweißkörper ihren physikalischen Eigenschaften nach (Aussalzung) und einigen chemischen Erscheinungen (Schwefelgehalt, Zuckerreaktion u. s. w.) in verschiedene Gruppen zu trennen. In neuester Zeit sind auch für die noch tieferstehenden Peptone durch Ausfällung und Bildung von Benzoylkörpern[2]) Trennungen erfolgt. Alle diese[3]) Substanzen blieben aber trotz ihrer unter Umständen konstanten Elementarzusammen-

1) Vgl. die Arbeit: E. P. Pick. Zeitschr. f. physiol. Chem. 24, 246. Beiträge z. chem. Physiol. u. Pathol. 2, 481.

2) Vgl. die Arbeit: M. Siegfried. Zeitschr. f. physiol. Chemie 27, 335. 35, 164.

3) Vgl. die Arbeiten: L. B. Stookey. Beitr. z. chem. Physiol. u. Pathol. 7, 590. 1906. Vgl. auch F. Hofmeister. Vortrag auf der Naturforscher-Versammlung in Karlsbad 1902.

setzung physiologische Begriffe oder Körper von fraglicher Reinheit und Einheit.

Erfolgreicher war die Forschung mit den letzten und tiefsten Spaltungsprodukten der Eiweißkörper, den Aminosäuren, deren eine Abart, die basisch reagierenden Diaminosäuren besonders durch Drechsel und Kossel, Schulze, Hedin u. a. eingehend studiert worden sind.

Für die biologische Forschung aber schienen neue Wege erschlossen, seitdem die exakte Chemie — und ihr glänzendster Vertreter Emil Fischer —, das Kapitel der Proteine systematisch in Angriff genommen hat.

Fischer hat in einem Vortrag[1]) und ausführlichen Bericht desselben[2]) einen zusammenfassenden Überblick seiner Arbeiten der letzten 6 Jahre gegeben, der außer den chemischen Fachmann auch den Biologen und jeden hinreichend vorgebildeten Mediziner interessieren muss. Dem Leser dieser Zeitschrift sollen im folgenden die Grundzüge dieser umfassenden Arbeiten mitgeteilt werden, soweit sie für spätere biologische Fragen in Betracht kommen.

Zerkocht man Eiweißkörper mit konzentrierten Mineralsäuren oder lässt man ein proteolytisches Ferment (Trypsin) hinreichend lange Zeit auf Proteine einwirken, so spaltet sich das Molekül über die Zwischenstufen der Albumosen und Peptone in eine große Anzahl einfacher zusammengesetzter Körper, die Aminosäuren, und zwar entstehen Mono-, Diamino- und Oxyaminosäuren. Dies sind Körper, die, wie ihr einfachster Vertreter, das Glykokoll (Monochloressigsäure CH_2NH_2COOH) zeigt, neben einer endständigen Karboxylgruppe eine NH_2-Gruppe enthalten. Diese NH_2-Gruppe steht in allen Monoaminosäuren in α-Stellung, wie das nächste homologe Glied dieser Klasse zeigt: Alanin (Monaminopropionsäure) $CH_3CHNH2COOH$. In der Struktur kann die Kette, wie in den genannten Beispielen, gerade, oder wie im Leuzin verzweigt sein. Leuzin (Isobutylaminoessigsäure). $\begin{matrix} CH_3 \\ \\ CH_3 \end{matrix}\!\!\rangle CHCH_2NH_2COOH$. Bei den Diaminosäuren stehen die $2NH_2$-Gruppen in α und ε-, $\alpha\delta$- oder $\alpha\gamma$-Stellung. Die Oxaminosäuren tragen eine OH-Gruppe in β-Stellung. In anderen Fällen kann die aliphatische NH_2-haltige Kette die Seitenkette eines aromatischen oder heterozyklischen Ringes sein (Tyrosin, Phenylalanin, Trytophan etc.).

Was Fischer vorfand, war die Kenntnis einer beträchtlichen Zahl von solchen Aminosäuren. Während aber ihre Darstellung aus Eiweiß große Schwierigkeiten hatte, während einzelne von

1) Emil Fischer. Vortrag gehalten vor der deutschen chem. Gesellschaft am 6. Januar 1906.

2) Emil Fischer. Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch. 39, Nr. 3, 1906, S. 530.

ihnen nur als seltene Abbauprodukte galten, und ihre Trennung in reinem Zustand nahezu unmöglich war, hat Fischer durch neue Spaltungs- und Synthesenmethoden sowohl die Zahl dieser Aminosäuren vermehrt, wie eine exakte Trennung aus ihren Gemischen ermöglicht.

Zunächst galt es, die bekannten Aminosäuren in ihrer Konstitution sicher zu stellen und zu identifizieren. Dies geschah durch die synthetische Darstellung (vgl. 1).

Die bei der Spaltung von Eiweiß gewonnenen natürlichen Aminosäuren sind mit Ausnahme von zwei, dem Glykokoll und dem Serin, optisch aktiv und zwar links drehend. Die synthetischen Säuren sind Racemkörper. Fischer hat nun diese inaktiven Säuren in die optischen Komponenten getrennt[1]): die Aminosäuren wurden benzoyliert, die stark sauren Benzoylkörper an die optisch aktiven Basen Brucin oder Strychnin gekuppelt, und durch fraktionierte Kristallisation oder verschiedene Lösungsmittel ließen sich die Salze der d- und l-Form trennen. Die nachherige Abspaltung der Base ergab die natürliche l-Aminosäure. Neuerdings ist von Fischer[2]) ein zweites Verfahren angegeben, bei dem die Trennung über die Alkaloidverbindung der Formylaminosäuren geht, und die wegen der leichten Reaktionsfähigkeit zwischen Ameisensäure und Aminosäure sehr glatt verläuft. Auf diese Weise ist das natürliche Leuzin und Phenylalanin bereits dargestellt.

Die eingehende Kenntnis der Aminosäuren ermöglichte es, ein Verfahren ihrer Trennung aus ihren Gemengen auszuarbeiten. Die Aminosäuren bilden vermöge ihrer Karboxylgruppe mit Äthyl- oder Methylalkohol Ester, die zuerst von Curtius[3]) eingehender studiert wurden. Diese Körper sind vermöge ihrer Flüchtigkeit destillierbar, und auf dieser Fähigkeit basiert die Methode ihrer Trennung, die sogen. „Estermethode" Fischer's[4]). Sie sei im Prinzip kurz angedeutet. Der Eiweißkörper wird 6 Stunden lang mit konzentrierten Mineralsäuren gekocht. Dabei wird das Molekül hydrolytisch in die Aminosäuren gespalten. Die Aminosäurelösung wird im Vakuum von Säure und Wasser befreit, der eingeengte Rückstand wiederholt mit gasförmiger Salzsäure und Alkohol verestert, und abermals durch Einengen konzentriert. Die zurückbleibenden Ester, die bei sehr niederer Temperatur relativ alkalibeständig sind, werden unter Kühlung mit NaOH in Freiheit gesetzt

1) Emil Fischer. Ibidem. 32, 2454. 33, 2390. 33, 2370 etc.

2) E. Fischer u. O. Warburg. Ber. d. d. chem. Gesellsch. 38, 3997. 1905.

3) Th. Curtius. Ber. d. d. chem. Gesellsch. 16, 753. 17, 953.

4) E. Fischer. Über Hydrolyse des Kaseins durch Salzsäure. Zeitschr. f. physiol. Chemie 33, 151. 1901. — E. Fischer u. E. Abderhalden. Notizen über Hydrolyse von Proteinstoffen. Ibidem. 35, 227. 39, 155. 42, 540. 1904. — Vgl. auch E. Abderhalden. Die Hydrolyse des Oxyhämoglobins. Ibidem. 36, 268. 37, 484.

und in Äther aufgenommen. Der getrocknete Ätherrückstand stellt alsdann das Gemisch der Aminosäureester dar, eine alkalisch reagierende Flüssigkeit. Durch Destillation bei verschiedenen Temperaturen im Vakuum lassen sich Fraktionen gewinnen, diese lassen sich abermals fraktionieren. Sie werden alsdann mit H_2O oder Baryt verseift, und durch Eindampfen und fraktionierte Kristallisation werden die reinen kristallisierten Aminosäuren isoliert. Bestimmbar nach dieser Methode sind nur die Monoaminosäuren, mit Ausnahme des Zystins und Tyrosins. Die Diaminosäuren werden am besten mit großer Genauigkeit nach den Methoden von Kossel[1]) isoliert. Das Tyrosin, dessen Ester vermöge seiner Phenolgruppe mit dem Alkali undestillierbare Salze bildet, wird am besten durch direktes Einengen des Säurehydrolysengemisches abgetrennt, nachdem die Säure (Schwefelsäure) durch Neutralisation (Baryt) quantitativ entfernt ist. Wie diese Methode die Schwerlöslichkeit der Aminosäure in H_2O sich zunutze macht, so beruht die Gewinnung des Zystins auf seiner Unlöslichkeit in Essigsäure. Das Zystin fällt schon in großer Verdünnung aus der mit NaOH neutralisierten Salzsäure-Hydrolengemisch, noch besser nach Zusatz von Essigsäure[2]). Die Zahl der bekannten Aminosäuren im Protein wurde durch Emil Fischer um zwei wohl charakterisierte Glieder dieser Körperklasse vermehrt, so dass die jetzt bekannten Säuren folgende sind:

Glykokoll, Aminoessigsäure,
Alanin, α-Aminopropionsäure,
Aminovaleriansäure,
Leuzin, α-Isobutyl-Aminoessigsäure,
Asparaginsäure, Aminobernsteinsäure,
Glutaminsäure, Aminoglutarsäure,
Phenylalanin, Phenylaminopropionsäure,
Tyrosin, p-Oxyphenyl-α-Aminopropionsäure,
Tryptophan, Skatolaminoessigsäure,
Arginin, Guanidinaminovaleriansäure,
Lysin, Diaminokapronsäure,
Histidin,
Serin, α-Amino-β-Oxypropionsäure,
Zystein, α-Amino-β-Thiomilchsäure,
α-Pyrrolidinkarbonsäure = Prolin (abgekürzte Nomenklatur nach Fischer).
Oxy, α-Pyrrolidinkarbonsäure = Oxyprolin[3]).

Die beiden letztgenannten Säuren sind von E. Fischer zuerst im Kasein, später in allen Proteinen entdeckt und sind deshalb von

1) Vgl. Kossel-Kutscher. Beiträge zur Kenntnis der Eiweißkörper. Ibidem. 31, 165. 1900).

2) K. A. Mörner. Zeitschr. f. physiol. Chemie. 28, 595. 1899. 34, 207. 1901. Ebenda. 42, 349. 1904.

3) E. Fischer. Über eine neue Aminosäure aus Leim. Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch. 35, 2660. 1902.

Bedeutung, weil in ihnen auch der heterozyklische Kern im Protein vertreten ist. Für das Histidin steht zurzeit noch ein Konstitutionsbild zur Diskussion, das Pauly[1]) wahrscheinlich gemacht und das von Knoop und Windaus[2]) durch Synthese bekräftigt ist. Danach handelt es sich um eine α-Amino-β-Imidazolpropionsäure.

Das im Protein vorkommende Zystin ist das Disulfid des Zysteins; die oben angeführte richtige Formel stammt von Friedmann[3]). Neuberg und Mayer[4]) haben nun zweierlei Zystine unterschieden, ein Proteinzystin und ein Steinzystin, wie es in Blasenzystinsteinen vorkommen soll. Bei letzterem soll die Thiogruppe in α, die Aminogruppe in β-Stellung stehen. Nach Untersuchungen von Fischer und Suzuki[5]) liefern diese angeblich verschiedenen Zystine identische Ester und Chloriierungsderivate, so dass eine Unterscheidung nicht aufrecht erhalten werden kann.

Das Tryptophan ist durch eine Darstellungsmethode nach Hopkins und Cole[6]) in kristallisiertem Zustand zugänglich geworden und in seiner Zusammensetzung erkannt.

Das Leuzin kommt im Protein in zwei Formen vor. F. Ehrlich[7]) konnte das vermeintlich einheitliche Proteinleuzin und die Säure der oben mitgeteilten Struktur und ein Isoleuzin trennen. Für dieses ist die Formel einer α-Aminoäthylmethylpropionsäure wahrscheinlich.

Es ist nun die Frage aufgeworfen, ob die bei der Hydrolyse entstehenden Aminosäuren primär im Eiweißmolekül vertreten oder etwa sekundär durch Säurewirkung entstanden sind. Diese Frage ist nicht für alle Substanzen einheitlich zu beantworten.

Es lässt sich vorstellen, dass einzelne aus gemeinsamen Grundkomplexen und Atomgruppierungen hervorgehen[8]). Da aber unter verschiedenartiger Methodik der Aufspaltung dieselben Produkte konstant entstehen, dürfte die Mehrzahl dieser Säuren als präformierte Substanzen gelten. Aus ihrer Gegenwart erklären sich manche Reaktionen des originären Eiweißmoleküls. Die Zystinanwesenheit

1) Pauly, Zeitschr. f. physiol. Chemie. 42, 508. 1904.

2) F. Knoop und A. Windaus. Die Konstitution des Histidins. Beitr. z. chem. Phys. und Path. 7, 144. 1905.

3) E. Friedmann. Über Konstitution des Zystins. Beitr. z. chem. Phys. und Path. III, 1. 1902.

4) C. Neuberg und P. Mayer. Über Zystein. Zeitschr. f. phys. Chemie. 44, 161. 1905.

5) E. Fischer und U. Suzuki. Zur Kenntnis des Zystins. Ibidem. 45, 405. 1905.

6) G. Hopkins u. S. W. Cole. The constitution of tryptophane etc. Journal of Physiology. Vol. 27, S. 418. 1901. Vol. 29, S. 451. 1903.

7) F. Ehrlich. Über das natürliche Isomere des Leuzins. Chem. Ber. 37. 1809. 1904.

8) Löw. Einige Bemerkungen über die Zuckerbildung aus Proteinen. Beitr. z. chem. Phys. und Path. 1, 567. 1900.

bedingt die Reaktion auf abspaltbaren Schwefel, das Tyrosin die Millon'sche Reaktion. Das Tryptophan ist der Träger der Farbenreaktion mit p-Dimethylaminobenzaldehyd, wie durch F. Rohde[1]) erwiesen ist. Auch das Isoleuzin und Leuzin, die nach Ehrlich[2]) die Bedingung von Fuselölbildung bei Hefegärung sind (in Gegenwart von Rohrzucker wird durch Hefegärung aus Isoleukin = α-Amylalkohol aus Leuzin = Isoamylalkohol), sind vorgebildete Radikale. Das gleiche gilt für die Hexonbasen, deren quantitative Bestimmung bei Anwendung verschiedener Methoden zu gleichen Resultaten führte.

Für das Prolin und Oxyprolin hat Fischer die Möglichkeit ihres sekundären Entstehens aus Diaminosäuren in Betracht gezogen. Durch Sörensen[3]), der Prolin aus α-Amino-d-Oxyvaleriansäure durch HCl entstehen sah, ist dieser Zweifel noch genährt. Da aber diese Oxysäure im Protein selbst noch nicht gefunden ist, außerdem das Prolin auch bei Pepsinsalzsäure und Pankreasverdauung entsteht (Fischer und Abderhalden)[4]), so bleibt diese Frage noch unentschieden.

Ist mit den aufgezählten Aminosäuren die Zahl der Bausteine am Eiweißmolekül erschöpft? Sicherlich nicht. Zunächst gelang es, durch mühevolle Untersuchung aus Kasein eine hochmolekulare Säure, die dem Tyrosin beigemischt ist, und die bei der Fällung der Diaminosäuren mit Phosphorwolframsäure mit niedergerissen wird, zu isolieren. Ihre Entdecker, E. Fischer und Abderhalden[5]), nannten sie ohne Erkenntnis ihrer Struktur, dem Kohlenstoffgehalt und den Gruppenreaktionen nach Diaminotrioxydodecansäure. Ferner hat Skraup[6]) bei der Hydrolyse des Kaseins und des Leims die Gegenwart einer Reihe kohlenstoffreicher Säuren wahrscheinlich gemacht: Kaseinsäure, Kaseansäure, Diaminoglutarsäure, Diaminoadipinsäure, Oxyaminobernsteinsäure. Dioxyaminokorksäure (Wohlgemuth)[7]). Bei der Schwierigkeit der technischen Darstellung und Reinigung ist die Identität dieser Säuren noch nicht sichergestellt. Doch ist ein so kritischer Forscher wie Fischer der Überzeugung, dass man im Eiweißmolekül besonders noch Vertreter der Klasse der Oxyaminosäuren finden wird.

1) E. Rohde. Die Farbenreaktionen der Eiweißkörper mit p-Dimethylaminobenzaldehyd etc. Zeitschr. f. phys. Chemie. 44, 161. 1905.

2) F. Ehrlich. Über die Entstehung des Fuselöls. Zeitschr. d. Vereins Deutscher Zuckerindustrie. 55. 539. 1905.

3) Sörensen. Trav. du laboratoire Carlsberg. 6, 137. 1905.

4) E. Fischer und E. Abderhalden.

5) E. Fischer und E. Abderhalden. Notizen über Hydrolyse von Proteinstoffen. Zeitschr. f. phys. Chemie. 41, 540. 1904.

6) Kd. St. Skraup. Über die Hydrolyse des Kaseins. Ebenda. 42, 292. 1904. Chem. Berichte. 37, 1596. 1904.

7) J. Wolgemuth. Chem. Berichte. 37, 4362. 1904.

Die Estermethode hatte für die Trennung und Abscheidung der Aminosäuren die größten Erfolge, und Fischer hebt dabei hervor, dass man mit ihr „imstande ist, mit hohem Grad von Sicherheit alle Monoaminosäuren aufzufinden". Qualitativ ist jetzt der Nachweis des Alanins, Phenylalanins und Serins in allen untersuchten Proteinen gelungen, während diese Säuren früher nur in je einem einzigen Falle aufgefunden worden waren (Alanin im Seidenfibroin[1]), Serin im Seidenleim[2]).

Einen ganz wesentlichen Fortschritt für die Biologie aber brachte die Estermethode dadurch, dass sie eine einigermaßen quantitative Aufspaltung der Proteine möglich macht. Der Begriff quantitativ ist cum grano salis zu nehmen. Eine absolut quantitative Isolation der Aminosäuren kennen wir noch nicht. Diesen Wunsch erfüllt weder die Säure-, noch die Alkali-, noch die Fermenthydrolyse, und ohne erhebliche Verluste ist auch die Estermethode nicht durchführbar. Einigermaßen befriedigend ist die quantitative Bestimmung nur für das Glykokoll und die Glutaminsäure. Bleiben also die Ausbeuten an Abbaukörpern hinter der Wirklichkeit zurück, sind sie auch Minimalzahlen, so stellen sie bei den mit konstanter Methodik an einheitlichem Ort und unter einheitlicher Leitung durchgeführten Eiweißhydrolysen, ein Material von Vergleichswerten dar, das für die Physiologie im speziellen wertvoll wurde. Im späteren physiologischen Teil dieser Besprechung werden wir darauf zurückkommen.

Noch einige chemische Daten zur Natur der Aminosäuren. Dieselben bilden Metallsalze, von denen besonders die Kupfersalze und deren Kupfergehalt oder deren Löslichkeit in Alkohol zur Identifikation oder Isolation dienten. Die Karboxylgruppe befähigt die Aminosäuren, auch Ester- und Säurechloride zu bilden (mit PCl_5 in Azetylchloridlösung).

Die Aminosäuren bilden vermöge ihres Charakters als primäre Base — NH_2-Gruppe — Azylverbindungen. Mit derselben NH_2-Gruppe reagieren sie mit Säurechloriden, z. B. Benzolsulfochlorid oder Naphthalinsulfochlorid (Fischer und Bergell)[3])[4]).

Auch verbinden sie sich mit Phenylisozyanat zu Phenylureidosäuren, die beim Eindampfen mit HCl in Hydantoinderivate übergehen. Dieselbe Reaktion vollzieht sich mit Naphthylisozyanat (Neuberg)[5]).

1) Th. Weyl. Chem. Berichte, 21, 1407. 1529. 1888.

2) E. Cramer. Journal f. prakt. Chemie. 96, 76. 1865.

3) E. Fischer und P. Bergell. Ber. d. deutsch. chem. Gesellschaft. 35. 3779. 1902.

4) Für die Reaktionen und chem. Verhalten der Aminosäuren vgl. die Literaturangabe von E. Fischer. Chem. Berichte. 39, 548—551.

5) C. Neuberg und Manasse. Ber. d. deutsch. chem. Gesellschaft. 38. 2359. 1905.

Eine neue Reaktion der Aminosäuren beschrieb vor kurzem Siegfried[1]). Die Aminosäuren bilden bei Gegenwart von Alkalien oder Erdalkalien mit Kohlensäure Salze von Karbaminosäuren, die in Wasser und Alkohol löslich sind. Diese Derivate lassen sich wieder in die freien Säuren verwandeln, so dass diese Methode die Möglichkeit einer Trennung und Abscheidung in aschefreier Form bietet. Ob diese Verbindungen auch im Organismus intermediär entstehen, und etwa bei der Bildung von Harnstoff aus Aminosäuren eine Rolle spielen, ist fraglich, jedenfalls sind sie deshalb von theoretischem Interesse, weil in ihnen die Aminosäure die Rolle einer Base spielt. Auch für die Peptidisolierung (Glyzylglyzin) ist die Methode nach Siegfried verwertbar.

Diese verschiedenartige große Reaktionsfähigkeit — ihr Mechanismus wird von Fall zu Fall besprochen werden —, deren Kenntnis wir wiederum Fischer zumeist verdanken, ermöglichten Fischer, auch der Frage des synthetischen Eiweißaufbaues näher zu treten.

Die Aminosäuren bilden in gegenseitiger Verkettung, die beim Zerkochen des Proteins mit Säuren gelöst wird, den großen Komplex des Eiweiß. Aufgabe der Synthese ist es daher, die einzelnen Aminosäuren in geeigneter Weise zunächst zu den einfacher zusammengesetzten Peptonen zu verkuppeln. Da der Abbau ein hydrolytischer Prozess ist, so schien für die Verknüpfung der Aminosäuren die Kondensation unter Wasserverlust der aussichtsreichste Weg. Das nächste Ziel war das Studium der Anhydride. Nun können sich 2 Moleküle Aminosäuren nach 2 Mechanismen anhydridartig vereinigen. Um das einfachste Beispiel zu wählen, treten 2 Moleküle Glykokoll zu einem inneren Anhydrid zusammen, und es entstehen die Körper der sogen. 2,5 Diketopiperazine, d. h. ringförmig gebaute Substanzen

$$CH_2 \cdot NH_2 \cdot COOH + CH_2 \cdot NH_2COOH$$
$$= NH \begin{matrix} \diagup CO - CH_2 \diagdown \\ \diagdown CH_2 - CO \diagup \end{matrix} NH + H_2O.$$

Zu dieser Reaktion sind besonders die Ester der Aminosäuren befähigt[2]), die sich beim Stehen (Curtius)[3]), noch leichter beim Erhitzen über ihren Schmelzpunkt (Fischer)[4]) in ihre Anhydride

1) M. Siegfried. Zeitschr. f. phys. Chemie. 44, 85. 46, 401. 1905. Chem. Berichte. 39, 397.

2) Ob dieses Konstitutionsbild das einzig vorkommende ist, lässt Fischer noch unentschieden, da noch 2 andere Isomerien möglich sind, z. B.

$$N \begin{matrix} \diagup\!\!\!= C(OH) - CH_2 \diagdown \\ \diagdown CH_2 - (OH)C \diagup\!\!\!= \end{matrix} N.$$

3) Th. Curtius und F. Goebel. Journ. f. prakt. Chemie. 37, 150. 1888.

4) E. Fischer. Chem. Berichte. 34, 442 ff. 1901. 39, 455. 1906.

verwandeln. Zu dieser Reaktion neigen dabei die Methylester mehr als die Äthylester.

Ob Glieder dieser Körperklasse mit gleichen oder ungleichen, mit zwei oder mehreren Gliedern primär im Proteinmolekül vorkommen, ist bis heute nicht erwiesen. Ein solches inneres Anhydrid des Leuzins, das sogen. Leuzinimid (3,6 Diisobutyl, — 2,5 Diketopiperazin), das man bei der Säurehydrolyse (Ritthausen[1]), Cohn[2]), Abderhalden[3]), Valaskin)[4]) und Pepsinverdauung des Eiweiß gefunden hatte, galt lange als primäres Spaltungsprodukt. Man wird heute diese Anschauung aufgeben müssen und diesen Körper als ein durch die Darstellung bedingtes Kondensationsprodukt ansehen.

Es mag sein, dass solche Anhydride in dem vielgestaltigen Eiweißmolekül vertreten sind. Eine solche Art der Bindung ohne freie Valenzen bietet aber für den Zusammentritt so zahlreicher Aminosäuren keine große Möglichkeit und Wahrscheinlichkeit.

Die zweite Form der Aminosäurenanhydride ist eine säureamidartige Verkettung, bei der unter Austritt von Wasser sich die NH_2-Gruppe des einen Moleküls mit der COOH-Gruppe des zweiten vereinigt.

$$CH_2CNH_2COOH + CH_2NH_2COOH \rightarrow NH_2CH_2CONHCH_2COOH + H_2O.$$

Dieser Körper ist das Prototyp jener großen Klasse von Körpern, die Fischer als Peptide oder Polypeptide bezeichnet hat. Das hier gewählte Beispiel ist das Dipeptid Glyzyl-Glyzin, da es aus 2 Moleküle Glykokoll entsteht. Dementsprechend sind Tripeptideketten solche von 3 Aminosäuren, Tetrapeptide von 4 u. s. f. Dabei können die Glieder unter sich gleichartige oder verschiedenartige Aminosäuren sein.

Wie Fischer gezeigt hat, sind diese Polypeptide durch die in ihnen erhaltenen reaktionsfähigen NH_2 und COOH-Gruppen dem synthetischen Ausbau außerordentlich zugängig, und bei der Vielartigkeit der Kombinationen verschiedener Aminosäuren schien ihre Erforschung für die Peptonsynthese aussichtsreich.

Die älteste Methode ihrer Darstellung ist die Aufspaltung der schon beschriebenen Diketopiperazine, die durch geeignete Methoden in das Dipeptid übergehen[5]). Beim obigen Beispiel zu bleiben:

$$HN\begin{matrix} \diagup CH_2-CO \diagdown \\ \diagdown CO-CH_2 \diagup \end{matrix}NH + H_2O = NH_2 \cdot CH_2-CONHCH_2 \cdot COOH.$$

1) H. Ritthausen. Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch. 29, 2109. 1896.
2) R. Cohn. Zeitschr. f. phys. Chem. 29, 283.
3) E. Abderhalden. Ibidem. 37, 484.
4) S. Salaskin. Ibidem. 32, 592. 1901.
5) E. Fischer und F. Fourneau. Chem. Berichte. 34, 2868. 1901. 35 1095. 1902.

Bestehen die inneren Anhydride aus 2 verschiedenartigen Aminosäuren, z. B. Leuzin und Glykokoll, so entstehen beim Aufspalten daraus 2 verschiedene, aber isomere Peptide. Das Leuzyl-Glyzin, und das Glyzyl-Leuzin.

Diese Methode ist für die Bildung von Komplexen mit mehr als 2 Gliedern wenig geeignet. Die folgenden Methoden aber gestatten eine beliebige Verlängerung der Aminosäurenkette.

Nach dem Prinzip der Schotten-Baumann'schen Reaktion wird in die Aminosäure ein halogenhaltiges Azyl eingeführt[1]), z. B. Chlorazetylchlorid:

$$CH_2Cl \cdot COCl + NH_2CH_2COOH = CH_2Cl \cdot CO \cdot NHCH_2COOH \cdot HCl.$$

Durch Einwirkung von NH_3 wird das Halogen gegen NH_2 ausgetauscht und es entsteht das Dipeptid Glyzyl-Glyzin $CH_2NH_2 \cdot CO \cdot NH \cdot CH_2COOH$. Vermöge seiner freien NH_2-Gruppe ist dieser Körper derselben Reaktion mit dem gleichen oder einem anderen Azyl theoretisch unbegrenzt zugänglich. Praktisch wurde die Synthese bis zum Heptapeptid bereits durchgeführt.

Je nach der Natur des Azyls lassen sich die Radikale der verschiedensten Aminosäuren angliedern.

Chlorazetylchlorid = Glyzyl,
α-Brompropionylchlorid = Alanyl,
α-Bromisokapronylchlorid = Leuzyl,
α-Bromhydrozimmtsäure = Phenylalanyl u. s. f.

Die Einzelheiten der Methode liegen außerhalb des Rahmens dieses Referates. Die dritte und fruchtbarste Peptidsynthese nützt die reaktionsfähige COOH-Gruppe der Aminosäuren und Peptide aus. Es ist Fischer[2]) gelungen, durch sehr sinnreiche Methodik (Lösung in Azetylchlorid und Einwirkung von PCl_5) die Aminosäuren zu chlorieren, und diese Säurechloride, ganz wie die Azylchloride, an Aminosäuren, deren Ester und Polypeptide zu kuppeln.

Der Prozess vollzieht sich ganz allgemein nach dem Typus:

$$\underset{\substack{|\\ NH_2HCl}}{R \cdot CHCOCl} + RCHNH_2 \cdot COOH = \underset{\substack{|\\ NH_2}}{RCH} \cdot CO \cdot NHCHCOOHCl$$

Diese Synthese kombiniert mit der vorhergehenden gestattet nun, die Kette nach beiden Enden beliebig zu verlängern, und Fischer hat dargetan, dass irgend einer dieser Methoden wohl kaum eine Aminosäure Widerstand leistet. Auf diesem Weg hat Fischer an 70 Polypeptide verschiedenster Gliederzahl und Aminosäurenkomponenten dargestellt[3]).

1) E. Fischer und Otto. Ber. d. deutsch. chem. Ges. 36, 2106. 1903. 38, 605. 1905.

2) E. Fischer. Synthesen von Polypeptinen. Ibidem. 37, 3070. 1904. 39, 453. 1906.

3) Übersichtliche Zusammenstellung mit Literatur E. Fischer. Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch. 39, 566ff.

Die Mehrzahl der Synthesen wurden an den synthetischen Aminosäuren ausgeführt. Entsprechend ihrer Racemnatur ist auch das entstehende Peptid ein Gemisch optischer Antipoden. Von Wichtigkeit ist natürlich die Gewinnung optisch aktiver Polypeptide; vereinzelte sind bereits aufgebaut. Auch diesem Ziel nähert sich Fischer. Seitdem die Methodik der Darstellung aktiver Aminosäuren ausgearbeitet ist, ist die Kuppelung derselben über den Weg der Aminosäurechloride, nur eine Frage der Zeit und Arbeit. Gerade diesen optisch aktiven Polypeptiden gebührt nun das Interesse, da diese ganzen Synthesen auf die Synthese natürlicher, d. h. optisch aktiver Proteine gerichtet ist, und diese Polypeptide, in gewissem Sinn schon das Dipeptid, den einfachsten Eiweißkörper im Sinne Fischer's, darstellen.

Erfüllen nun diese Körper die Bedingungen, die wir von eiweißähnlichen Substanzen verlangen dürfen, wenn wir von der optischen Inaktivität absehen?

Die Biuretprobe, die den Proteinen bis herab zu den Peptonen zukommt, fällt für eine große Anzahl Polypeptide positiv aus. Die Intensität der Farbenreaktion mit $CuSO_4$ in alkalischer Lösung wächst mit der Länge der Kette. Bei Glyzinketten tritt sie erst beim Tetraglyzinpeptid auf. Auch die Peptidester geben die Reaktion.

Die Bedingungen für das Entstehen dieser Reaktion sind nicht klar. Die Biuretreaktion teilt also diesen Polypeptiden wenigstens den Rang peptonähnlicher Körper zu.

Mit zunehmender Gliederzahl zeigen die Peptide mehr und mehr die Eigenschaften kolloidaler Körper; sie verlieren ihre Neigung zu kristallisieren, ihre Lösungen lassen sich zu Schaum schlagen.

Entsprechend der hydrolytischen Proteinspaltung zerfallen die Polypeptide beim Kochen mit Säuren in ihre Komponenten. Fünfstündiges Kochen genügt zu ihrer Aufspaltung, die Alkalihydrolyse verläuft langsamer. Auch die Fällbarkeit mit Phosphorwolframsäure teilen verschiedene Peptide mit den Peptonen.

Entscheidend für unsere Frage aber ist ihr Verhalten zu den proteolytischen Verdauungsfermenten. Bisher war die Angreifbarkeit einer Substanz durch Verdauungsfermente das Privileg der Proteinsubstanzen. Nur die sogen. Curtius'sche Biuretbase, die jetzt durch Curtius[1]) als der Ester des Triglyzylglyzins erkannt wurde, war nach Versuchen von Schwarzschild[2]) durch Trypsin gespalten. Fischer und Bergell[3]), vor allem Fischer und Abder-

1) Th. Curtius. Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch. 37, 1284. 1904.

2) Schwarzschild. Beitr. z. chem. Physiol. u. Pathol. 4, 155. 1903.

3) E. Fischer und P. Bergell. Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch. 36, 2592. 1903. 37, 3103. 1904.

halden[1]) haben nun nachgewiesen, dass schon relativ einfach zusammengesetzte Peptide durch Trypsinwirkung in die freien Aminosäuren zerfallen. Ohne auf die Details dieser Feststellung hier einzugehen, ist damit die Zugehörigkeit der Peptide zu den Proteinen erwiesen. Und für E. Fischer besteht kein Zweifel, dass mit der Erkenntnis der amidartigen Bindung der Peptide die Frage nach der Struktur der einfachen Eiweißkörper im Prinzip gelöst ist. In den hochmolekularen Polypeptiden sieht er nicht nur die Vorstufen zu den Peptonen, sondern vielmehr Peptone selbst, die sich von den durch Proteinverdauung oder Hydrolyse dargestellten und gereinigten Peptonen, nur durch ihre Reinheit und Einheitlichkeit unterscheiden. Sie sind chemisch wohl charakterisierte Individuen, indes jene physiologische Begriffe sind, d. h. physikalische Gemische zahlreicher solcher Polypeptide.

Eine Form der Verkettung der Aminosäuren nach dem Typus der Polypeptide ist im Protein somit sichergestellt. Dass sie nicht die einzige Bindungsform ist, steht außer Zweifel. Eine schon bekannte andere Bindung liegt dem weit verbreiteten Arginin zugrunde: Imidbindung des Guanidin an Aminovaleriansäure. In seinem Vortrag nun hat Fischer erklärt, dass alle Analogien der Peptide mit Proteinen an sich keine Basis liefern, um nicht ihre Präformation im Eiweißmolekül als Glaubenssache hinzunehmen. Fischer hat sich daher schon lange bemüht, seine Anschauung durch das Experiment zu bekräftigen und aus genuinem Protein ein solches Polypeptid direkt zu isolieren. Dieses Schlussglied seiner Beweiskette hat Fischer nun auch gebracht.

Man hat sich schon lange Mühe gegeben, durch partiellen Abbau des Eiweiß, d. h. durch weniger eingreifende Mittel als heiße Mineralsäuren, einfacher zusammengesetzte Zwischenprodukte und Vorstufen der Aminosäuren zu isolieren. Dies Bestreben machte uns mit den Albumosen und Peptonen bekannt, und lehrte uns die biuretfreien Abbauprodukte kennen, die Hofmeister[2]) „Peptoide" nannte, und von Zunz[3]), Pick[4]), Pfaundler[5]) und Reach[6]) bei der Pepsinverdauung gefunden wurden. Durch Einwirkung von verdünnter Salzsäure (12,5 %) gewann Siegfried[7]) ein kristallisierendes Pepton, das Glutokyrin und Kaseinokyrin, das durch

1) E. Fischer und E. Abderhalden. Über das Verhalten verschiedener Polypeptide gegen Pankreassaft. Zeitschr. f. physiol. Chem. 46, 52. 1905.

2) F. Hofmeister. Ergebnisse der Physiologie. I, 1, 759.

3) E. Zunz. Zeitschr. f. phys. Chem. 28, 132. 1899.

4) F. Pick. Ibidem. 28, 219. 1899.

5) M. Pfaundler. Zeitschr. f. phys. Chem. 30, 90. 1900.

6) P. Reach. Beitr. z. chem. Phys. u. Pathol. 4, 139.

7) Vgl. Siegfried. Ber. d. math. phys. Klasse der kgl. sächs. Gesellsch. der Wissenschaften zu Leipzig. 2. Nov. 1903. 55, 63. 1903. Zeitschr. f. phys. Chem. 38, 259. 1903. Ibidem. 43, 44, 46. 1905.

Säuren in Glykokoll, Glutaminosäure, Lysin und Arginin weiter gespalten werden konnte. Eine Identifikation dieser Substanzen bezüglich ihrer Struktur ist aber bislang noch nicht gelungen. Auch gelten für sie — die Siegfried'sche Kyrine vielleicht ausgenommen — die Zweifel ihrer Reinheit und Einheitlichkeit.

Fischer hat nun ebenfalls durch partielle Hydrolyse und zwar durch kombinierte aufeinanderfolgende Einwirkung von Säuren, Pankreasferment und Alkali (Barythydrat) das Protein abgebaut. Als Ausgangsmaterial wählte er das relativ einfach zusammengesetzte Seidenfibroin. In Gemeinschaft mit Bergell[1]) hatte er durch starke kalte HCl, Trypsin und warmes Barytwasser einen Körper isoliert, den er seinem Reaktionsprodukt mit Naphthalinsulfochlorid nach für Glyzylalanin hielt. Dieser Körper hatte ferner eine tyrosinhaltige Vorstufe, die ihren Tyrosinanteil erst bei der Fermenthydrolyse abgab.

Jetzt ist es Fischer mit Abderhalden[2]) gelungen, diesen Körper als das Anhydrid des aktiven Dipeptids: Glyzyl-d-Alanin zu identifizieren und vor allem seine sekundäre Bildung durch die Arbeitsmethode aus primärem, freiem Glykokoll und Alanin auszuschließen. Neben diesem Körper wurde auch das Diketopiperazin des Glyzyl-Tyrosins isoliert.

Abgesehen davon, dass die Autoren eine Methode ausgearbeitet haben, die es gestattet, einfachere Peptide von höher molekularen Peptiden zu trennen, d. h. das Gemenge dieser „peptoiden" Vorstufen der freien Aminosäuren zu entwirren, liegt in diesem experimentellen Nachweis eines natürlichen Peptids im Proteinmolekül der bindende Beweis, dass Fischer in der Synthese den richtigen Weg eingeschlagen hatte. „Es ist kein Zweifel, dass sich die Beobachtung und die Zahl primärer Peptide mehren wird." Mit ihrer Kenntnis aber gewinnen wir neue Anhaltspunkte für die Synthese, denn sie ermöglicht eine Entscheidung über die Reihenfolge, in der die Aminosäuren miteinander verknüpft werden müssen.

Gemäß der großen Zahl der im Proteinmolekül vertretenen Aminosäuren ist auch für die Synthese die Zahl der gegenseitigen Kombinationen mit Wiederholungen Legion. Aber schon jetzt besitzen wir einige chemische und biologische Kriterien, die es gestatten, unter all diesen Möglichkeiten diejenigen auszuwählen, die den natürlichen Verhältnissen am nächsten stehen. Dahin gehört die von Fischer und Bergell, danach von Abderhalden und

1) E. Fischer und P. Bergell. Vortrag auf der Naturforscherversammlung Karlsbad 1902. Chemikerzeitung. Jahrg. 26, Nr. 80. 1902.

2) F. Fischer und E. Abderhalden. Bildung eines Dipeptids bei der Hydrolyse des Seidenfibroins. Berichte d. deutschen chemischen Gesellschaft. 39. 752. 1906.

Fischer[1]) festgestellte Angreifbarkeit der Peptide durch Fermente. Die hier zu behandelnden Erscheinungen sind von allergrößtem biologischen Interesse, da sie uns nicht nur in der Peptidforschung, sondern auch in der Erkenntnis des Fermentchemismus Perspektiven eröffnen. Dies rechtfertigt ein eingehenderes Referat, das im wesentlichen wörtlich nach Abderhalden zitiert ist[1]).

Die folgende Tabelle zeigt das Verhalten der bis jetzt untersuchten Peptide gegen Pankreasferment.

Hydrolysierbar.	Nicht hydrolisierbar.
Alanyl-Glyzin.	Glyzyl-Alanin.
Alanyl-Alanin.	Glyzyl-Glyzin.
Alanyl-Leuzin A.	Alanyl-Leuzin B.
Leuzyl-Isoserin.	Leuzyl-Alanin.
Glyzyl Tyrosin.	Leuzyl-Glyzin.
Alanyl-Glyzyl-Glyzin.	Leuzyl-Leuzin.
Leuzyl-Glyzyl-Glyzin.	Glyzyl-Phenylalanin.
Glyzyl-Leuzyl-Alanin.	Leuzyl-Prolin.
Alanyl-Leuzyl-Glyzin.	Aminobutyryl-Glyzin.
Dialanylzystin.	Aminobutyryl-Buttersäure A.
Dileuzyl-Cystin.	„ „ B.
Tetraglyzyl-Glyzin.	Diglyzyl-Glyzin.
Triglyzin-Glyzinester.	Triglyzyl-Glyzin.
	Dileuzyl-Glyzyl-Glyzin.

Aus einem Vergleich der Tabelle folgt, dass nicht alle Polypeptide durch Ferment angreifbar sind. Die Einflüsse für den Widerstand oder das Weichen gegen die Fermentkraft sind nicht eindeutig; scheinbar geringe Bedingungen wirken hier entscheidend mit und bestätigen wiederum, wie fein die Fermente in ihrem Chemismus auf ganz bestimmte Bindungs- und Strukturformen eingestellt sind.

Abderhalden unterscheidet schon jetzt 4 Punkte:

1. Einfluss der Struktur: als Beispiel führt er das verschiedene Verhalten der isomeren Glyzyl-Alanin und Alanyl-Glyzin an.

2. Einflüsse der einzelnen Aminosäuren: Die Hydrolyse wird befördert, wenn das Alanin als Azyl voransteht (Alanyl-Glyzin, Alanyl-Alanin, Alanyl-Leuzin). Ebenso wirken die Oxysäuren, Tyrosin und Isoserin, wenn sie endständig sind. Die Dipeptide, in denen das Leuzyl als Azyl fungiert, sind fermentfest. Abderhalden vermutet, dass das elektronegative oder positive Verhalten der jeweiligen Säuren hier mit entscheidet.

3. Einfluss der Zahl der Aminosäuren: Mit Zunahme der Länge der Kette tritt die Fermentempfindlichkeit auf. Dies lehrt das Bei-

1) E. Fischer u. Abderhalden. l. c. Zeitschr. f. phys. Chem. 46, 52. 1905. Vgl. auch E. Abderhalden. Neuere Forschungen aus dem Gebiet der Eiweißchemie III in Medizinische Klinik 1905. 1, 13. 2, 38. Ferner: Neuere Ergebnisse auf dem Gebiet der Eiweißchemie und Physiologie. Ibidem 1905. 46, 47.

spiel der gleichnamigen Glyzylketten, die erst vom Tetraglyzyl spaltbar werden. Das gleiche gilt vom Leuzyl-Glyzyl-Glyzin, das im Gegensatz zum Leuzyl-Glyzin spaltbar ist. Auch die Veränderungen, die am Karboxyl vor sich gehen, entscheiden die Spaltbarkeit, denn die Ester des Triglyzylglyzins ist spaltbar, das freie Peptid aber nicht.

4. Einfluss der Konfiguration: Es hat sich gezeigt, dass bei den Versuchen mit racemischen Peptiden die Spaltung asymetrisch verläuft, d. h. es wird nur die eine optische Komponente vom Ferment gespalten. „Als Produkte resultieren nur diejenigen aktiven Aminosäuren, die auch in gleicher optischer Eigenschaft in der Natur vorkommen." Aus diesen Beobachtungen aber folgt, dass einerseits das Ferment geeignet ist, Konstitutionsaufschlüsse zu geben, dass andererseits die natürliche Fermentkraft nur darauf eingerichtet ist, die bei der Verdauung entstehenden natürlichen Peptide zum Wiederaufbau von natürlichem Körpereiweiß auswählend vorzubereiten. Wir werden später sehen, dass ähnliche selektive Prozesse sich im intermediären Gewebsstoffwechsel abspielen, für die wir bekanntlich die intrazellulären Fermente in Anspruch nehmen.

5. Einfluss der Fermentnatur: Abderhalden und Fischer machten die Beobachtungen, dass die synthetischen Polypeptide ohne Ausnahme durch käufliches Trypsin oder Pankreatin gespalten werden, dass die obigen Befunde der Spaltung sich nur bei Anwendung von reinem aktivierten Pankreassaft, nach Pawlow aus einer Fistel gewonnen, erzielen lassen. Daraus aber ergibt sich die für die Biologie bedeutungsvolle Aussicht, mit Hilfe dieser Polypeptide auch die Zusammensetzung und Einheitlichkeit von Fermenten zu prüfen, denn die generelle Wirksamkeit von käuflichen proteolytischen Präparaten kann nur darauf zurückgeführt werden, dass es sich bei ihnen um ein Gemenge mehrerer Fermente handelt.

Fischer und Abderhalden heben hervor, dass der große Erfolg der Fermentversuche sich besonders bei Prüfung der optisch aktiven Peptide, deren Untersuchung zurzeit im Gang ist, kundgeben werden und dass es so gelingen mag, die Peptide in Gruppen einzuteilen, die den natürlichen Bindungsformen im Protein mehr oder weniger nahe stehen. (Schluss folgt.)

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVI. Bd. 1. Juli 1906. № 13, 14 u. 15.

Inhalt: De Vries, Ältere und neuere Selektionsmethoden. — Grofs, Über die Beziehungen zwischen Vererbung und Variation. — Marcus, Über die Beweglichkeit der *Ascaris*-Spermien. — Samuely, Die neueren Forschungen auf dem Gebiet der Eiweifschemie und ihre Bedeutung für die Physiologie (Schluss). — Fischer, Über die Ursache der Disposition und über Frühsymptome der Raupenkrankheiten. — Woltereck, Mitteilungen aus der Biologischen Station in Lunz (N.-Ö.).

Ältere und neuere Selektionsmethode.

Von Hugo de Vries.

Die Ansicht, dass in der Natur die Arten durch äußerst langsame, nahezu unsichtbare Umwandlungen auseinander hervorgehen, wurde bisher im wesentlichen durch zwei Gruppen von Beobachtungen gestützt. Erstens fehlte es an direkten Nachweisen für ein plötzliches oder doch rasches Entstehen neuer Formen, und zweitens beruhte das landwirtschaftliche Selektionsverfahren auf dem Prinzipe der allmählichen Verbesserung.

In bezug auf den ersten Punkt hat sich die Sachlage in den letzten Jahren verändert. Die Arbeiten von Korshinsky haben gezeigt, dass wenigstens im Gartenbau das plötzliche Auftreten von Neuheiten die Regel ist, sowohl in der Kultur als im Freien. Die Gattung *Oenothera* hat sich ferner als mutabel ergeben und liefert ein Material, an dem jeder sich durch Aussaaten von der sprungweisen Abänderung der Arten überzeugen kann. Zahlreiche andere Beobachtungen haben sich daran angeschlossen. Das Studium der elementaren, konstanten und scharf voneinander getrennten Arten ist wiederum in den Vordergrund getreten und hat die Ansichten über den systematischen Wert der Formen, welche bei stoßweisen Veränderungen auftreten können, durchaus geklärt.

Die Selektion landwirtschaftlicher Gewächse ist gleichfalls in eine neue Periode eingetreten. An der landwirtschaftlichen Versuchsstation Svalöf in Schweden ist ein auf neuen Prinzipien gegründetes Verfahren entdeckt und eingeführt worden. Eine ansehnliche Reihe von neuen Getreidesorten ist dem Handel übergeben worden, und obgleich der Zweck der Anstalt wesentlich die Hebung des Landbaues in Schweden selbst ist, so finden die neuen Rassen doch auch im Auslande Anerkennung. In Deutschland sind sie namentlich durch die Reiseerinnerungen von Dr. A. Stutzer und Dr. P. Gisenius: „Der Wettbewerb der dänischen und schwedischen Landwirte mit Deutschland" (Stuttgart 1904) bekannt gemacht, und durch die Deutsch-Schwedische Saatzuchtanstalt und Graf die Arnim-Schlagenthin'sche Kartoffelzuchtstation zu Nasserheide bei Stettin eingeführt worden.

Das ältere, deutsche Selektionsprinzip nahm an, das man jeder beliebigen Kulturpflanze bestimmte Eigenschaften aufzwingen könne, wenn man nur, nach einem im voraus festgestellten Ideale arbeitend, immer diejenigen Individuen zur Weiterzucht auswähle, welche sich diesem Ideale am meisten näherten. Das Ideal hatte auf möglichst zahlreiche Eigenschaften Rücksicht zu nehmen, konnte aber selbstverständlich nicht alle umfassen. Um nun nicht bei der Auswahl in bezug auf diese unberücksichtigten Punkte vielleicht mehr zu verlieren als man durch die Verbesserung der übrigen gewann, war es die Regel, mit gemischten Saaten zu arbeiten. Der Versuch fing mit einer Gruppe von Ähren, Rispen oder Pflanzen an, und jedes Jahr wurde wieder eine gewisse Anzahl ausgewählt. Man nahm an, dass die sich dem Auge entziehenden Eigenschaften dadurch, trotz der Selektion, im Mittelmaß verharren würden. Zahlreiche hervorragende Getreidesorten sind nach diesen Prinzipien gezüchtet worden, und über seine hohe Bedeutung für die Praxis kann kein Zweifel obwalten. Andererseits ist es den Landwirten wohl bekannt, dass das Prinzip gar häufig im Stiche lässt. Man hat viele Selektionsversuche anzufangen, um die Aussicht zu haben, einen bis nahe ans Ideale durchzuführen. In den meisten Fällen erreicht man nach dieser Methode gar keine Verbesserung des Vorhandenen.

Sehr wichtig ist die Frage, ob die so erhaltenen Rassen am Schlusse von der weiteren Selektion unabhängig werden oder nicht. In Deutschland herrscht die Ansicht, dass solches nicht der Fall sei. Sobald die Selektion aufhört, trete Rückschritt ein. Ein oder zwei Jahre könne man eine Rasse von eigenem Samen fortbauen, dann aber müsse man stets wieder auf Originalsaat zurückgreifen. Es leuchtet ein, dass diese Ansicht die Produktion des Saatgutes in den Händen der Züchter verbleiben lässt, und dass diesen ein ganz bedeutender Teil ihres Gewinnes abgehen würde.

wenn jeder Landwirt nach einmaligem Ankauf selbst seine Samen für die weiteren Generationen ernten könnte. Diese Sachlage ist bekanntlich im Gartenbau die normale, beschränkt aber den Gewinn einer Neuheit nahezu völlig auf das erste Jahr der Einfuhr. In meinem Werke über „Die Mutationstheorie" habe ich mich an die herrschende Ansicht angeschlossen. Es lag für mich kein Grund vor, sie zu bezweifeln, namentlich da mein verstorbener Freund Wilhelm Rimpau einer ihrer überzeugten und hervorragender Vorfechter war. Und noch im Frühjahr dieses Jahres (1906) wurde sie in der Preisliste der zitierten Deutsch-Schwedischen Saatzuchtanstalt von Grafen Arnim aufs wärmste verteidigt.

Dennoch fehlte es nicht an Bedenken. Erstens war die Selektion der Getreidearten doch offenbar ein anderes Verfahren als diejenige der Zuckerrüben, und zweitens tauchten von verschiedenen Seiten Angaben auf, dass der angebliche Rückschlag der neuen Sorten nur auf Verunreinigungen und nicht auf wirklichen Atavismus zurückzuführen sei. Der Landwirt könne ganz gut selbst sein Saatgut ernten, wenn er nur seine Felder rein halte, sowohl von der zufälligen Beimischung von Samen verwandter Sorten als auch von der Kreuzung mit anderen minderwertigen Varietäten. Bei Zuckerrüben aber nimmt der Zuckergehalt nach zwei oder drei Generationen sehr merkbar ab, sobald man nicht jedesmal aufs neue von polarisierten und ausgewählten Rüben ausgeht.

Die in Svalöf angestellten Versuche haben nun in dieser Beziehung eine ganz unerwartete Aufklärung gebracht. Sie haben nicht nur für die Praxis, sondern auch für die Deszendenzlehre eine überaus hohe Bedeutung. Sie zeigen klar, weshalb in einigen Fällen das gewünschte Ziel erreicht wurde und in anderen nicht. Damit fällt aber die Anwendbarkeit der üblichen Selektionsmethode auf die Frage nach der Entstehungsweise der Arten der Natur völlig hinweg, und was davon vielleicht noch übrig bleibt, schließt sich durchaus den im Gartenbau beobachteten Vorgängen an. Für die Wissenschaft bedeuten diese Entdeckungen die volle Anerkennung der elementaren Arten als das nahezu ausschließliche Zuchtmaterial, sowohl in der Praxis als auch in der Natur.

Aus diesem Grunde lohnt es sich, die ältere und die neuere Selektionsmethode hier miteinander zu vergleichen. Selbstverständlich nicht in bezug auf ihre Leistungsfähigkeit für die Praxis, sondern nur als Grundlage für die Lehre von der Umwandlung der Arten. Es scheint mir eine solche Auseinandersetzung um so mehr erwünscht, als die Ergebnisse der Svalöfer Versuchsstation in einer eigenen, schwer zugänglichen und in schwedischer Sprache verfassten Zeitschrift, der „Sveriges Utsädes förenings Tidskrift"

veröffentlicht worden sind. Soviel mir bekannt, liegt noch kein übersichtlicher Bericht in deutscher Sprache vor[1]).

Die Versuchsanstalt zu Svalöf (spr. Swalöw) in der südschwedischen Provinz Schonen wurde im Jahre 1886 gegründet. Sie hat in ihrem Programm weder Lehrtätigkeit noch rein wissenschaftliche Untersuchungen. Sie arbeitet nur im Dienste der Praxis, aber ihre Methoden sind durchaus wissenschaftliche. Diesen Umständen verdankt sie zu einem wesentlichen Teil ihre hervorragenden Errungenschaften. Anfangs arbeitete man nach den auch jetzt noch in Deutschland geltenden Prinzipien der Auswahl nach einem vorgesetzten Ideal und der allmählichen Verbesserung der landesüblichen oder der eingeführten Sorten. Der Erfolg war der nämliche wie überall: einige gute neue Rassen wurden erhalten, aber die Mehrzahl zeigte sich widerspenstig. Namentlich gelang es nicht, den wichtigsten Bedürfnissen der schwedischen Landwirtschaft entsprechende Rassen zu erzeugen und dadurch wurde der Glaube an der Leistungsfähigkeit des Prinzipes selbstverständlich erschüttert.

In dieser Sachlage fand der jetzige Direktor der Versuchsanstalt, Dr. N. Hjalmar Nilsson, die Kulturen, als er im Jahre 1890 ernannt wurde. Er entschloss sich sofort, die laufenden Untersuchungen allmählich abzuschließen und neue anzufangen, um zunächst zu einer Kritik der damaligen Methode zu gelangen. Er isolierte dazu etwa tausend neue Typen, welche er unter den damals auf den Äckern der Anstalt kultivierten Sorten aussuchte. Er säte die Samen auf isolierten Parzellen und prüfte die Nachkommenschaft auf Gleichförmigkeit und Leistungsfähigkeit. Er hatte aber selbstverständlich nach der üblichen Methode ausgewählt und für jede Kultur eine Gruppe von Ähren bezw. Rispen vom gleichen Aussehen zusammengesucht. Im nächsten Jahre fand er, dass fast auf jedem Feldchen der Bestand ein ungleichförmiger war, und somit ein reichliches Material für eine erneute Wahl lieferte.

Ganz vereinzelte Feldchen bildeten aber Ausnahmen von dieser Regel. Sie trugen jedes nur einen einzigen Typus. Die genaueste Vergleichung war nicht imstande, Unterschiede zu entdecken, wenigstens keine von jener Größe, wie sie gewöhnlich zu Selektionszwecken benutzt wurden. Hier war keine weitere Wahl möglich, sondern es waren einförmige — und wie sich später ergab — konstante Rassen erhalten worden. Glücklicherweise war über die Kulturen in so ausführlicher Weise Buch geführt worden, dass es möglich war, der Ursache dieser auffallenden Erscheinung nachzuforschen. Und da ergab sich, dass die betreffenden Parzellen diejenigen waren, für welche nur die Körner aus je einer einzigen

1) Vgl. meinen Aufsatz im Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie, „Die Svalöfer Methode zur Veredelung landwirtschaftlicher Kulturpflanzen."

Ähre benutzt worden waren. Es war eben keine zweite Pflanze desselben Typus aufgefunden worden. Auf allen übrigen Feldchen war eine gemischte Saat, von zwei oder drei oder meist von mehreren Individuen, ausgesät worden.

Hieraus ergab sich die Folgerung, dass die Nachkommenschaft einer einzigen Getreidepflanze rein und in sich gleichförmig ist, während gemischte Saaten gemischte Bestände geben. Dieser Schluss wurde dann sofort einer Prüfung im größtmöglichen Maßstabe unterworfen. In demselben Jahre, 1892, wurden die Äcker wiederum durchmustert und alle abweichenden Ähren und Rispen eingesammelt. Jetzt wurde aber alles getrennt ausgesät und jede Parzelle des nächsten Sommers stammte also von einer einzigen Mutterpflanze ab.

Die Erwartung war aufs höchste gespannt, wurde aber von dem Ergebnis noch weit übertroffen. Es waren etwa 2000 Einzelkulturen vorhanden. Fast alle waren sie durchaus einförmig, die vorhandenen Unterschiede innerhalb der einzelnen Feldchen waren teilweise durch geringfügige Abwechslungen im Boden oder in der gegenseitigen Entfernung der Halme bedingt, teilweise waren sie so unbedeutend, dass darauf keine Selektion gegründet werden konnte. Eine Wiederholung der Auswahl war einfach unmöglich. Damit war das Prinzip der einmaligen Wahl entdeckt worden, es hat zur Bedingung, dass jedesmal nur eine einzige Mutterpflanze als Ausgangspunkt genommen werden darf. Tut man dieses, so ist die Nachkommenschaft sofort einförmig und konstant und für weitere Selektion ungeeignet.

Allerdings gab es Ausnahmen. Einzelne Parzellen zeigten gemischten Bestand. So waren z. B. unter 422 Haferstämmen 397 einförmige und 25 variabel. Spätere Untersuchungen haben ergeben, dass es sich hier stets um Bastarde handelt. Entweder waren die eingesammelten Mutterähren selbst von Bastardpflanzen erzeugt, oder sie waren selbst teilweise mit fremden Blütenstaub befruchtet worden. Bekanntlich erhält man aus Bastardähren unter den Getreidesorten ganz gewöhnlich Spaltungen in der Nachkommenschaft. Solche Bastardierungen sind aber nach den Beobachtungen Nilsson's auf den Getreidefeldern, auch wo Selbstbefruchtung die Regel ist, weit weniger selten als man bis dahin anzunehmen geneigt war. Für die Praxis bieten solche bunte Kulturen ein Material für neue Selektionen, aus denen, wie leicht ersichtlich, teils reine und konstante Stämme, teils wiederum gemischte Bastardkulturen hervorgehen werden.

Das Prinzip der Gewinnung reiner und konstanter Rassen durch einmalige Auswahl ist seitdem in Svalöf das alleinherrschende geworden. Mit der erwähnten Ausnahme wird niemals anders gearbeitet. Das Ergebnis ist stets das nämliche, und viele Tausende

von solchen Rassen sind im Laufe der Jahre aus den landesüblichen Sorten isoliert worden. Sie lassen sich sehr rasch vermehren und werden dann im Laufe der Jahre vergleichenden Prüfungen unterworfen. Dabei nehmen die günstig beurteilten an Umfang zu, während die untauglichen und mittelmäßigen aufgegeben werden und so den anderen ihren Platz auf dem Acker einräumen. Nach 4—5 Jahren hat sich die mit mehreren Hunderten angefangene Serie auf eine einzelne oder einige wenige Neuheiten eingeengt, und nur diese werden schließlich in die Großkultur eingeführt.

Für die Theorie ist es nun von höchster Wichtigkeit, dass die gewöhnlichen Getreidesorten nicht nur Gemische von unter sich verschiedenen elementaren Arten sind, wie ja seit Le Conteur und Sherriff bekannt war, sondern dass sie jede aus mehreren Hunderten von Einzeltypen bestehen. Der Reichtum an Formen ist ein erstaunlicher. Wohl für jedes Bedürfnis der Praxis ist die entsprechende Varietät tatsächlich vorhanden, man braucht sie nur aufzusuchen und zu isolieren. So vollständig ist die Reihe der nach diesem Prinzipe möglichen Verbesserungen, dass gar kein Grund vorliegt, sich noch um andere Arbeitsmethoden zu kümmern. Durch Bastardierung mögen gelegentlich gute Neuheiten erzielt, und durch intraspezifische Selektion mögen lokale Rassen erzeugt worden sein, aber die Aussichten fallen gegenüber der Leistungsfähigkeit des neuen Nilsson'schen Prinzipes vollständig weg.

Selbstverständlich sind die üblichen Varietäten keine gleichmäßigen Gemische. Je nach den Sorgen, welche ihrer Reinerhaltung gewidmet werden, bestehen sie in der Hauptsache aus einem oder einigen wenigen Typen. Die zahlreichen Nebenformen sind nur in wenigen Exemplaren vertreten, oft ein oder einige Prozente, oft viel weniger erreichend. Die Mutterpflanze der jetzt in Mittelschweden vorherrschend kultivierten Primusgerste ist in dieser Weise aus Hunderttausenden von untersuchten Pflanzen ausgewählt worden.

Es würde mich zu weit führen, hier die Methode in ihren Einzelheiten auszumalen. Das Prinzip scheint mir durchaus klar zu sein, und die praktische Leistungsfähigkeit wird von den Fachmännern überall anerkannt. Wir können uns somit jetzt zu der Betrachtung der älteren Selektionsmethode wenden. Dass ich solches erst in zweiter Linie tue, hat nur den Zweck, sie sogleich einer eingehenden Kritik auf Grund des Svalöfer Prinzipes unterwerfen zu können.

Ich wähle als Beispiel die Entstehung des Schlanstedter Roggens. Die Geschichte dieser, von Dr. Wilhelm Rimpau in Schlanstedt gezüchteten, und jetzt in Nord-Deutschland sowie in den nördlichen Teilen Frankreichs allgemein verbreiteten Rasse ist unter allen neueren Getreidezüchtungen wohl die am gründlichsten bekannte. Sie eignet sich deshalb sehr zu einer eingehenden Kritik. Persön-

lich habe ich die Gelegenheit gehabt, in den Jahren 1876 und 1877 den Versuch auf der Domäne meines Freundes Rimpau zu studieren, und auch später habe ich seinem Fortschritt im brieflichen Verkehr folgen können. Die ausführlichste Darstellung hat bekanntlich Dr. Kurt von Rümker in seiner „Anleitung zur Getreidezüchtung" gegeben.

Bevor ich zu einer eingehenden Besprechung schreite, muss hervorgehoben werden, dass meine Kritik nur der Anwendung dieses und ähnlicher Versuche auf die Theorie von der Entstehung der Arten in der Natur durch allmähliche Selektion gilt. Die landwirtschaftliche Bedeutung des Rimpau'schen Verfahrens geht ohne weiteres aus der allgemeinen Anerkennung und dem Anbau seiner Rasse im großen hervor. Die Svalöfer Methode halte ich allerdings für bei weitem besser, doch ist sie um 20 Jahre jünger, und die Beurteilung hat damit selbstverständlich Rechnung zu halten.

Auf der anderen Seite darf Rimpau's Züchtung als ein Muster des in Deutschland allgemein befolgten Verfahrens betrachtet werden, und wenn es mir somit gelingt zu zeigen, dass sie die Theorie der allmählichen Artumwandlung keineswegs stützt, so folgt daraus, dass auch den übrigen Zuchtversuchen mit landwirtschaftlichen Pflanzen eine solche theoretische Bedeutung nicht zukommt. Damit würde eine der wesentlichsten Stützen, und wohl die letzte angeblich experimentelle, für diese Ansicht wegfallen. Damit würde zu gleicher Zeit von neuem ein Beweis gegeben sein, wie vorsichtig man mit der Anwendung der Erfahrungen der Praktiker in wissenschaftlichen Fragen zu sein hat.

Als ich im Jahre 1876 Rimpau besuchte, wuchs die Elite seiner Rasse auf einem kleinen Feldchen, das ringsherum von anderen Kulturen mit Ausnahme aller Getreidearten umgeben war, übrigens sich aber inmitten seiner Äcker, auf demselben Boden und in gleicher Lage befand. Das große viereckige Feld, dessen Mitte die Elite einnahm, war auf allen Seiten von einem hohen und dichten Haine von Gebüsch umringt. Sowohl dieser Zaun wie jene Entfernung hatten den Zweck, jeder zufälligen Übertragung fremden Blütenstaubes vorzubeugen.

Die Düngung des Feldchens und die Behandlung seines Bestandes waren dieselben wie bei der Großkultur. Es gehörte das zum Prinzip, da die Selektion unter genau denselben äußeren Bedingungen stattfinden sollte, denen die Rasse späterhin ausgesetzt sein würde.

Rimpau hatte seinen Versuch im Jahre 1867 angefangen. Im Sommer dieses Jahres hatte er auf allen seinen Roggenfeldern, zur Zeit der Reife, sich nach den besten Ähren umgesehen. Er brachte davon eine kleine Sammlung nach Hause, prüfte und sortierte die einzelnen Ähren abermals, und als er sich von der Vorzüglichkeit

seines Materiales überzeugt hatte, machte er es zum Ausgangspunkt seiner ganzen späteren Rasse. Er mischte dazu die Körner der einzelnen Ähren und säte sie auf dem beschriebenen Feldchen aus.

Dieser Anfang aus einer bedeutenden Menge einzelner ausgewählter Ähren halte ich für einen ganz bestimmten Zweck. Jede Ähre entstammt einer anderen Pflanze, die meisten unter ihnen verschiedenen Feldern und Teilen seiner Domäne, alle gehörten sie aber derselben, damals von ihm kultivierten Sorte an. Sie waren in einer bestimmten Richtung die vorzüglichsten Repräsentanten dieser Varietät. Sie waren besonders nach Länge und Stärke der Ähren, sowie nach Zahl und Größe der Körner ausgewählt, und diese Merkmale gehören noch jetzt zu den auffallendsten der Rasse. Rimpau war sich aber darüber klar, dass er bei seiner Selektion einerseits auf möglichst zahlreiche Eigenschaften zu achten hatte, andererseits aber doch bei weitem nicht alle wahrnehmen und berücksichtigen konnte. Um nun nicht durch eine zufällige falsche Auswahl dieser unbeachteten Eigenschaften vielleicht mehr zu verlieren als er durch die Selektion der übrigen gewinnen würde, folgte er der bereits erwähnten Vorschrift, jene durch Mischung zahlreicher Individuen im mittleren Zustande zu erhalten, sie also so bleiben zu lassen, wie sie in der gewöhnlichen Sorte vorhanden waren. Aus diesem Grunde hat er nicht nur im ersten Jahre, sondern auch in allen folgenden Generationen eine gewisse Anzahl von Ähren von verschiedenen Individuen seiner Elite ausgewählt, und ihre Körner für das nächste Jahr gemischt ausgesät.

Eine besondere Sorge hat Rimpau dem Ausschlusse aller solcher Exemplare gewidmet, welche durch spezielle und deutlich erkenntliche äußere Bedingungen bevorzugt waren. Denn sie konnten dadurch reichere Ähren erhalten haben, ohne dass diese eine Anweisung entsprechender innerlicher Anlagen wären. Die Ähren des Randes wurden somit vernachlässigt, ebenso die Pflanzen, welche durch Ausfall eines Nachbars einen verhältnismäßig zu weiten Stand gehabt hatten.

Jedes Jahr wurde genau nach denselben Prinzipien gehandelt und dasselbe ideale Vorbild bei der Selektion als Richtschnur festgehalten. Rimpau meinte, dass diese Konstanz in der Züchtung eine der wesentlichsten Bedingungen des Erfolges war.

Nach einigen Jahren war ein Fortschritt deutlich bemerklich, und die Ernte des Elitefeldchens wurde dementsprechend in drei Teile geteilt. Einerseits wurden die ersten Ähren in genügender Menge zur Fortsetzung der Stammkultur ausgewählt. Andererseits wurde alles Untaugliche weggeworfen. Der Rest aber wurde auf einem benachbarten Acker zur Vermehrung ausgesät, um das Saatgut zuerst für einen Teil, bald aber für sämtliche Roggenfelder der Domäne zu liefern. In dieser Weise konnte Rimpau seine

ganze Ernte auf Grund seines Selektionsversuches allmählich bedeutend steigern. Er brauchte jedesmal 3—4 Jahre, um die Ernte der Elite soweit zu vermehren, dass sie alles erforderliche Saatgut liefern konnte.

Inzwischen wurde die Selektion alljährlich in derselben Richtung fortgesetzt, und der Fortschritt der Rasse wurde immer bedeutender. Nach 20 Jahren war der Ruf seines Roggens soweit gestiegen, dass er allmählich die ganze Ernte seiner Domäne als Saatgut verkaufen konnte, wodurch sein Gewinn ein ganz erheblicher wurde. Wie bereits bemerkt, fand der Schlanstedter Roggen im Norden Frankreichs und Deutschlands immer zunehmenden Absatz, für die südlicheren Klimate stellte er sich aber nicht als empfehlenswert heraus. Soviel mir bekannt, hat Rimpau die Selektion bis zu seinem Tode in dem gleichen Sinne fortgesetzt. Der Versuch umfasst also im ganzen etwa 35 Jahre.

Wir gelangen jetzt zu der Besprechung einer anderen Frage, welche gleichfalls für die Anwendbarkeit solcher Züchtungen auf theoretische Probleme von größter Bedeutung ist. Ist die Rasse, nach so langer Selektion, am Ende eine konstante, von der weiteren Auswahl unabhängig geworden, oder schlägt sie allmählich in die landesübliche Form zurück, sobald die Selektion aufhört. Rimpau war bekanntlich der letzteren Meinung und an seine Ansicht habe ich mich bei der Darstellung dieser Methode in meinem Werke über die Mutationstheorie angeschlossen.

Hier stoßen wir aber auf eine Schwierigkeit. Das Interesse des Landwirtes an dieser Ansicht ist ein ganz erhebliches. Denn ist eine selektierte Rasse konstant und von der Elite unabhängig, so kann ein jeder sie mit Vorteil vermehren, schlägt sie aber in eine minderwertige Form zurück, so bleibt der Verkauf des Saatgutes ganz oder doch nahezu ganz in den Händen des Urhebers. Folgen die Landwirte der ersteren Ansicht, so produzieren sie ihr Saatgut selbst, folgen sie der letzteren, so müssen sie es teuer bezahlen. Über dieses Interesse orientiert man sich am leichtesten durch die Lektüre der oben zitierten Graf-Arnim'schen Preisliste. Es ist klar, dass die wissenschaftliche Diskussion auf diese Punkte keine Rücksicht zu nehmen hat.

Tatsache ist es, dass die selektierten Getreidesorten bei der Kultur im großen allmählich an Güte verlieren und dass somit der Ankauf von Originalsaatgut immer empfohlen werden muss. Auf der anderen Seite aber sind mannigfache Bedenken gegen die gewöhnliche Erklärung dieses Rückschrittes erhoben worden. Man behauptet, dass die Rassen an sich konstant seien, aber durch Vermischung zurückgehen. Unter den Ursachen dieses Prozesses seien Beimischung fremder Saatkörner und Kreuzung mit den benachbarten landesüblichen Sorten die bedeutendsten. Rimpau selbst

hat durch Versuche gezeigt, dass geringfügige Verunreinigungen dieser Art sich so stark vermehren können, dass sie in wenigen Jahren nahezu die ganze verbesserte Rasse ersetzen können. Sie werden dazu durch ihre geringeren Ansprüche und ihre größere Widerstandsfähigkeit in den Stand gesetzt. Schribaux behauptet speziell vom Schlanstedter Roggen, dass er in Frankreich genau ebensogut vermehrt werden kann wie zu Schlanstedt, wenn man nur diese Ursachen der Verunreinigung ausschließt.

Die Anhänger der Theorie der allmählichen Umwandlung der Arten berufen sich auf diesen Erfolg der landwirtschaftlichen Selektion. Genau so wie diese am Ende konstante Rassen liefert, welche später von der Auswahl unabhängig sind und nicht mehr zurückschlagen, sollen auch in der Natur die konstanten und scharf getrennten Arten anfangs durch allmähliche natürliche Auslese entstanden sein.

Dieser Ansicht entreißen nun die oben skizzierten Nilsson'schen Versuche den Boden gänzlich. Wir wollen deshalb die Rimpau'sche Kultur von diesem Gesichtspunkte aus einer Kritik unterwerfen.

Nilsson fand, wie wir gesehen haben, dass die üblichen Varietäten von Getreide, mit Einschluss des Roggens, keineswegs einförmig sind, wie man damals allgemein glaubte, sondern aus Hunderten von Einzeltypen zusammengesetzt sind. Er entdeckte die Methode, diese zu isolieren und auf ihren landwirtschaftlichen Wert zu prüfen. Er fand, dass die abwechselnden Ähren, welche man auf den Äckern auslesen kann, bei Einzelaussaat konstante und wohl unterschiedene Rassen geben. Er beobachtete ferner, dass der anfänglichen Wahl stets Unsicherheiten ankleben, denen zufolge anscheinend gleiche Ähren, wenn von verschiedenen Individuen gepflückt, oft sehr verschiedene Rassen erzeugen.

Wenden wir diese Erfahrungen auf Rimpau's anfängliche Wahl an. Er suchte die abweichenden Ähren seiner Felder zusammen. Allerdings wählte er sie nach einem und demselben idealen Vorbilde, aber er kannte die erst viel später von Nilsson entdeckten Unterschiedsmerkmale noch nicht. Seine Auslese muss also, trotzdem sie anscheinend ein gleichmäßiges Material lieferte, doch tatsächlich ein buntes Gemisch gewesen sein. Aus diesem Gemische wählte er jährlich nach demselben Ideale aus, mit dem Erfolge, dass er sich seinem Vorbilde allmählich mehr näherte.

Gibt man diese Auffassung seiner anfänglichen Auswahl zu, so folgt alles übrige von selbst. Seine jährliche Selektion musste langsam aber sicher aus dem Gemisch alles entfernen, was seinem Ideale weniger genau entsprach, bis er schließlich nur eine einzelne elementare Art übrig behielt. Sobald das erreicht wurde, war aber seine Rasse konstant geworden, sie konnte durch weitere Selektion

nicht in nennenswerter Weise verbessert werden und war auch, beim Verkauf im großen, frei von jeder inneren Ursache des Rückschrittes. Denn diese Ursachen lagen bis dahin nur in ihrer gemischten Natur, welche bei veränderten Bedingungen selbstverständlich sofort die gegenseitige Menge der Bestandteile ändern würde.

Wir dürfen ferner hieraus das Folgende ableiten. Hätte Rimpau im Jahre 1867 unsere jetzigen Kenntnisse der Variabilität der Getreidearten zu seiner Verfügung gehabt, so hätte er wahrscheinlich seine Anfangsähren genau so ausgewählt, wie er es getan hat, er hätte aber ihre Körner für jede einzelne Ähre getrennt ausgesät. Er hätte dann im nächsten Jahre die so erhaltenen Eliten miteinander und mit seinem idealen Vorbilde verglichen und sofort gefunden, dass eine dem letzteren besser entsprach als alle übrigen. Diese letzteren würde er dann ohne weiteres ausgemerzt und nur von der einen besten seine Kultur fortgesetzt haben; er würde dann auch die Rasse sofort konstant gefunden haben. Oder mit anderen Worten, er hätte genau dieselbe Rasse, welche jetzt den Namen seiner Domäne berühmt macht, mittelst einer einzigen Wahl isoliert und sie in wenigen Jahren ohne weitere Selektion derart vermehrt, dass er sie in den Handel bringen könnte. Er hätte nicht 20—25, sondern nur vier oder fünf Jahre gebraucht, um genau dasselbe Ziel zu erreichen.

Es bedarf wohl keiner weiteren Ausführung, dass diese, auf Grund der Nilsson'schen Erfahrungen gegebene Kritik der Methode der langsamen Verbesserung der Kulturpflanzen, der Ansicht von der entsprechenden langsamen Umbildung der Arten ihre wichtigste Stütze entreisst.

Über einige Beziehungen zwischen Vererbung und Variation.

Von Dr. J. Grofs.
(Aus dem zoologischen Institut zu Gießen.)

Wenig Arbeiten haben ein so eigentümliches und für die Geschichte der Wissenschaften so lehrreiches Schicksal gehabt, wie Gregor Mendel's Versuche über Pflanzenhybriden (1865 u. 1869). Bei ihrem Erscheinen nur wenig beachtet, gerieten sie bald in Vergessenheit, und jahrzehntelang kümmerte sich kein Forscher um die wichtigen Vererbungsexperimente und die scharfsinnigen Schlussfolgerungen, die in Mendel's Schriften niedergelegt waren. Als sie dann aber, lange nach dem Tode des Verfassers, wieder aufgefunden wurden, gelangten sie in wenig Jahren zu hoher Berühmtheit und wurden die Grundlage für zahlreiche neue Forschungen, die schon jetzt eine ansehnliche Literatur hervorgerufen

haben, sowohl in der Botanik, als in der Zoologie. Der Zeitpunkt, da Mendel's Arbeiten durch Correns, Tschermak und de Vries für die Wissenschaft neu entdeckt wurden, konnte aber in der Tat auch nicht besser gewählt werden, um ihren Wert mit einem Schlage in das hellste Licht zu rücken. Denn mittlerweile hatte sich die Forschung auf einem ganz anderen Wege der Lösung der schwierigsten Vererbungsfragen so weit genähert, dass endlich wirkliches Verständnis für die große Bedeutung der Mendel'schen Experimente möglich wurde. Lange Zeit kam die mikroskopische Erforschung des Reduktionsproblems, das ja den Kernpunkt aller zytologischen Vererbungstheorien bildet, nicht recht vom Fleck, trotz zahlloser mühsamer Untersuchungen von namhaften Zoologen und Botanikern. Ja es schien fast, dass durch jede neue Arbeit die Verwirrung noch größer, die Lösung des Rätsels in noch weitere Ferne gerückt würde. Erst in den allerletzten Jahren hat sich auf diesem Gebiete ein Umschwung vollzogen; und heute herrscht, wenigstens über die wichtigsten einschlägigen Fragen, erfreuliche Übereinstimmung bei der Mehrzahl der beteiligten Forscher. Ganz allmählich, Schritt für Schritt, und unter allseitiger eifriger Mitarbeit hat sich dieser Fortschritt vollzogen; es dürfte deshalb für eine geschichtliche Darstellung schon heute schwer sein, die Verdienste der einzelnen Forscher klar herauszustellen und gegeneinander abzuwägen. Als die wichtigsten Ergebnisse aus der zytologischen Erforschung des Reduktionsproblems in den letzten Jahren betrachte ich zweierlei: den Nachweis des wirklichen Vorkommens von echter, qualitativer Reduktion und die Entdeckung, dass den Reifungsteilungen eine Konjugation väterlicher und mütterlicher Chromosomen vorherzugehen pflegt. Der langwierige Streit um den einen Hauptpunkt der ganzen Frage ist also endlich geschlichtet. Zoologen und Botaniker sind jetzt in ihrer überwiegenden Mehrzahl darin einig, dass durch die Reifungserscheinungen nicht nur eine numerische, sondern auch eine qualitative Chromatinreduktion bewirkt wird. Was Weismann vor Jahren aus rein theoretischen Gründen gefordert, und woran er trotz allen Widerspruchs konsequent festgehalten hat, das wird jetzt fast allgemein anerkannt und beginnt zum gesicherten Besitz der Wissenschaft zu werden. Neu hinzugekommen ist dann durch die Forschung der letzten Jahre die Erkenntnis, dass in jeder Urkeimzelle zweierlei Chromosomen angenommen werden müssen, väterliche und mütterliche. Diese konjugieren in den meisten Fällen in den Vorstadien der Reifungserscheinungen und werden durch eine der beiden Teilungen wieder voneinander geschieden, während die andere Reifungsmitose jedes von ihnen halbiert. Von je zwei Chromosomen erhält so nach der heutigen Auffassung jede reife, reduzierte Keimzelle nur eines, ein väterliches oder ein mütterliches.

In diesen beiden Punkten liegt der wesentliche Fortschritt, den die neuesten Untersuchungen herbeigeführt haben. Neben ihnen kommt anderen Fragen, die noch heute lebhaft diskutiert werden, geringere Bedeutung zu. Ob die Chromosomen sich zur Konjugation der Länge nach oder mit den Enden aneinander legen, welche von beiden Mitosen die eigentliche Reduktionsteilung ist, alles das ist für die Hauptfrage irrelevant. Ich halte es sogar für das Wahrscheinlichste, dass in bezug auf diese Dinge tatsächlich große Mannigfaltigkeit in den verschiedenen Gruppen von Organismen herrscht. Wenn einige Forscher versuchen, einen einzigen Reduktionsmodus aufzustellen, nach dem sich die Reifung der Keimzellen bei allen Tieren und Pflanzen vollziehen soll, so erscheint mir ein solches Beginnen als sehr bedenklich und dem Fortschritt der Wissenschaft nicht förderlich. Noch neuerdings haben uns kurz nacheinander Goldschmidt (1905) an einem Trematoden *Zoogonus* und Prandtl (1905) an einem Infusor *Didinium* gezeigt, dass in gewissen Fällen sogar die Konjugation der Chromosomen unterbleiben kann. Ferner haben Häcker (1903) bei Copepoden und ich bei *Syromastes* (1904) und, in einer im Druck befindlichen Arbeit, auch bei *Pyrrhocoris*, also bei zwei Hemipteren, einen ebenfalls etwas abweichenden Reifungstypus beschrieben. Bei den genannten Tieren tritt, im einzelnen in verschiedener Weise, ein eigentümlicher Vorgang auf, den Häcker[1]) Symmixis genannt hat. Hierbei werden während der Reifungserscheinungen Chromosomen oder Chromosomenhälften gegeneinander ausgetauscht, so dass schließlich jedes Chromatinelement in der reifen Keimzelle sich aus einem „großväterlichen“ und einem „großmütterlichen“ Bestandteil zusammensetzt. Ich glaube, es geht nicht an, einem allgemeinen Schema zuliebe, die Beobachtungen der genannten Forscher einfach für irrig zu erklären.

Die oben skizzierten Fortschritte in der Zytologie fielen nun fast genau zusammen mit der Entdeckung von Mendel's Arbeiten. Diese mussten jetzt natürlich ganz anderes Verständnis finden und in viel höherem Grade das Interesse der wissenschaftlichen Welt erregen, als einst bei ihrem ersten Erscheinen. Was Mendel mit bewundernswertem Scharfblick aus seinen Versuchen gefolgert hatte, die anscheinend paradoxe Möglichkeit reiner Gameten in den Sexualorganen von Bastarden, das wurde jetzt durch die Zellforschung gewährleistet. Zuchtexperiment und mikroskopische Untersuchung der reifenden Keimzellen stimmten aufs schönste zusammen. Ein solches Begegnen von zwei ganz verschiedenen Forschungsmethoden

1) Häcker's Befunde sind von Lérat (1905) angefochten, aber, wie mir scheint, noch nicht widerlegt worden. Um allen Eventualitäten gerecht zu werden, habe ich den von Häcker angenommenen Reduktionsmodus deshalb in den Kreis meiner Betrachtungen gezogen.

in ihren Resultaten gehört immer zu den glücklichsten Ereignissen in der Geschichte der Wissenschaften, und beide beteiligten Richtungen pflegen daraus reichen Nutzen zu ziehen. So auch in unserem Falle. Der Zytologie war ein höchst schätzenswerter Beweis geliefert, dass sie sich in einem ihrer schwierigsten Gebiete auf dem rechten Wege befindet. Ihr ganzes Hypothesengebäude hat durch das Experiment ein sicheres Fundament erhalten. Und der experimentellen Forschung erwachsen jetzt aus der Bundesgenossenschaft mit der Mikroskopie ganz neue, prägnante Ziele und die vielseitigste Anregung.

So ist es denn kein Wunder, dass bei allen beteiligten Forschern die Freude groß war über die Auffindung der Mendel'schen Arbeiten durch die drei eingangs genannten Botaniker, und dass die ganze Vererbungsforschung einen mächtigen Aufschwung nahm. In schneller Folge erschien eine große Zahl von Arbeiten, die es versuchten, die neu erbohrte Wahrheitsquelle nach allen Richtungen auszuschöpfen. Eine ganze Reihe von Erklärungsversuchen der merkwürdigen Vererbungserscheinungen, mit denen Mendel uns bekannt gemacht hat, sind veröffentlicht und wichtige Konsequenzen aus ihnen gezogen worden. Wir dürfen uns aber nicht verhehlen, dass noch vieles dunkel ist und der befriedigenden Deutung noch harrt. Ich möchte es in dem vorliegenden Aufsatz versuchen, den Tatsachen eine bessere Begründung zu geben, als es bisher, wie mir wenigstens scheint, geschehen ist, und dann vom Standpunkt der Entdeckungen Mendel's aus einige verwandte Erscheinungen beleuchten.

Mendel's[1]) Vererbungsregel zerfällt bekanntlich in zwei Teile. Den ersten will ich mit Correns die Prävalenz-, den zweiten die Spaltungsregel nennen. Eine Erklärung ist bis jetzt hauptsächlich für die in der zweiten Regel zusammengefassten Gruppen von Tatsachen versucht worden. Schon Mendel selbst zog bekanntlich aus seinen Experimenten den Schluss, dass die Bastarde reine Gameten bilden, in denen nur je die Anlagen für die Merkmale der einen Stammform enthalten sind. Und diese Theorie ist unterdessen durch die mikroskopische Forschung in wünschenswerter Weise bestätigt worden. Bei den allermeisten beschriebenen Reduktionstypen ist nach dem heutigen Stande der Wissenschaft die Bildung reiner Gameten allerdings möglich. Eine Ausnahme bilden nur die von Häcker und mir mitgeteilten Fälle, bei denen es zu einem Austausch väterlicher und mütterlicher Chromosomen kommt.

1) Ich sage mit Absicht Regel und nicht Gesetz, wie es bei den deutschen Zoologen fast allgemein üblich ist. Denn es handelt sich hier gewiss nicht um Naturgesetze im eigentlichen Sinne, sondern um die Zusammenfassung von Erscheinungen, die unter ganz bestimmten, noch nicht genau bekannten Bedingungen einzutreten pflegen.

Denn auf diesem Wege können natürlich keine reinen Gameten gebildet werden — wenigstens nicht von den Hybriden erster Generation. Um dieser Schwierigkeit zu begegnen, hat Häcker (1904) die Annahme gemacht, dass in den Mendel'schen Fällen die Symmixis unterbleibt. Etwas Gezwungenes hat aber auch dieser Ausweg. Ich glaube, man wird sich nicht leicht zu der Annahme entschließen, dass bei ein und derselben Spezies die Reifungsteilungen in verschiedener Weise ablaufen und doch funktionsfähige Keimzellen ergeben können. Es liegt aber auch noch gar kein zwingender Grund zu dem von Häcker angestellten Erklärungsversuch vor. So lange die Geltung der Mendel'schen Regeln für die in Frage kommenden Formen — Copepoden und zwei Hemipterenspezies — noch nicht experimentell nachgewiesen ist, dürfte es sich vielmehr empfehlen, auch mit Erklärungen noch zurückzuhalten. Es ist sehr wohl möglich, dass bei diesen Formen das Verhalten der einzelnen Bastardgenerationen ein anderes ist, als bei anderen Tieren und Pflanzen, entsprechend dem abweichenden Reduktionsmodus, dass also für sie die Mendel'schen Regeln gar nicht in Betracht kommen.

Viel ernster und schon jetzt aktuell ist ein anderes Bedenken, dass die ganze Auffassung von der Reinheit der Gameten betrifft. Bekanntlich sind die Mendel'schen Fälle ganz im allgemeinen verhältnismäßig recht selten. Nur ganz bestimmte Bastarde richten sich nach der Regel und zeigen die Erscheinungen des Dominierens und der gesetzmäßigen Spaltung im Verhältnis von 3 : 1. Bei weitem größer ist die Zahl der intermediären Bastarde, die bei Inzucht wohl stark variieren können, aber niemals rein in die Stammformen zurückschlagen. Und zwar finden sich intermediäre und Mendel'sche Bastarde innerhalb derselben Spezies, also wahrscheinlich auch bei dem gleichen Verlauf der Reifungsteilungen. Wenn also, wie die zytologischen Forschungen der letzten Jahre gezeigt haben, die Chromatinreduktion imstande ist, Reinheit der Gameten zu bewirken, wenn aber trotzdem die Kreuzung verschiedener Formen in der Mehrzahl der Fälle intermediäre Hybride zur Folge hat, so müssen Einrichtungen vorhanden sein, die die Bildung von reinen Gameten verhindern. Das ist ja auch schon lange erkannt worden. Und es sind bereits mehrere Versuche gemacht worden, die hierin liegende Schwierigkeit zu beseitigen.

Ich habe soeben schon erwähnt, dass Häcker (1904) die reinliche Scheidung zwischen väterlichen und mütterlichen Merkmalen, wie sie in den Mendel'schen Fällen zutage tritt, durch das Unterbleiben der Symmixis, also durch einen nicht ganz regulären Verlauf der Reifungsteilungen erklären will. Aber diese Argumentation könnte doch besten Falles nur für solche Organismen gelten, bei denen derselbe oder ein ähnlicher Reduktionsmodus herrscht, wie bei Häcker's Objekten.

Allgemeinere Geltung könnte Sutton's (1903) Hypothese beanspruchen, der sich auch Boveri (1904) angeschlossen hat. Sutton sucht die Möglichkeit intermediärer Bastarde neben Mendel'schen durch die Annahme zu erklären, dass die Verbindung der konjugierenden Chromosomen von sehr verschiedener Innigkeit sein könne. Während es sich in den typischen Mendel'schen Fällen nur um eine lockere, vorübergehende Verkuppelung handelt, sollen die Chromosomen sonst dauernd und so völlig verschmelzen, dass sie geradezu ein neues Chromosom bilden, das dann nur einer Äquationsteilung unterliegen kann. Auf diese Weise müssen natürlich alle entstehenden Keimzellen von gleicher Beschaffenheit werden. Sutton findet das Unterscheidende der beiden verschiedenen Kreuzungsphänomene in einer größeren oder geringeren „Affinität" des väterlichen und mütterlichen Chromatins, wie das ja auch Häcker tut. Nur verlegt Sutton den entscheidenden Moment etwas weiter zurück, nämlich in das Synapsisstadium. Wie das Verschmelzen der konjugierenden Chromosomen vor sich gehen soll, hat Sutton noch nicht näher erörtert. Auch dürfen wir nicht vergessen, dass die Konjugation der Chromosomen gar nicht immer in der Synapsis geschieht, während welchen Stadiums man sich noch am ehesten die von Sutton angenommene völlige Verschmelzung vorstellen könnte. Oft genug vollzieht sie sich offenbar erst später, während der Wachstumsperiode.

Am weitesten ins spezielle durchgebildet ist endlich der Erklärungsversuch von de Vries (1903 b). Er geht von pflanzlichen Verhältnissen aus, wo die Konjugation der Chromosomen, wie es scheint, immer in der Längsrichtung vor sich geht. In jedem Kernfaden sollen die entsprechenden Mikrosomen, Chromiolen oder Chromomeren, und in ihnen die Anlagen für bestimmte Merkmale in genau derselben Reihenfolge liegen. „Schmiegen sich dann die Fäden der Länge nach paarweise aneinander, so können wir uns vorstellen, dass jedesmal die gleichnamigen Anlagen der beiden Vorkerne einander gegenüberliegen werden." „Bildet jede Anlage, d. h. also jede innere Eigenschaft oder jeder stoffliche Träger einer äußeren Eigentümlichkeit, in jedem Vorkern[1]) eine Einheit, und liegen die beiden gleichnamigen Anlagen in irgend einem Moment einander gegenüber, so kann man annehmen, dass sie einfach gegeneinander ausgetauscht werden. Nicht alle, denn das würde nur den väterlichen Vorkern zum mütterlichen machen, sondern ein größerer oder auch nur ein kleinerer Teil. Wie viele und welche kann dann einfach dem Zufall überlassen bleiben. Es werden dadurch alle möglichen neuen Kombi-

1) Unter „Vorkern" versteht de Vries hier nicht, wie es in der Zoologie üblich ist, männlichen und weiblichen Pronukleus, sondern die väterlichen und mütterlichen Gonomeren in den Keimzellen.

nationen von väterlichen und mütterlichen Anlagen in den beiden Vorkernen auftreten, und wenn diese dann bei der Bildung der Sexualzellen sich voneinander scheiden, so wird jede zum Teil väterliche, zum Teil mütterliche Anlagen in sich beherbergen." Durch diesen Austausch von Anlagen muss es dann bewirkt werden, dass an den Nachkommen eines Elternpaares die väterlichen und mütterlichen Charaktere in allen denkbaren Mischungsverhältnissen sichtbar werden, wie es uns die intermediären Bastarde in der Tat zeigen. Die Abweichung von dieser Regel in den Mendel'schen Fällen glaubt de Vries ebenfalls in sehr einfacher Weise erklären zu können. Er meint, diejenigen Varietäten, deren Merkmale sich nicht durch Kreuzung mit den stammelterlichen mischen lassen, sondern in gesetzmäßiger Folge immer wieder rein auftreten, unterschieden sich von der Art in der Regel durch das Fehlen einer bestimmten Eigenschaft, z. B. eines Farbstoffes in den Blüten, der Behaarung, des Besitzes von Dornen etc. Die Anlage im Keimplasma für diese fehlende Eigenschaft denkt sich de Vries in den Mendel'schen Fällen nun nicht etwa zugrunde gegangen, sondern, wie er das schon in seiner Mutationstheorie (1903 a) ausgeführt hatte, nur latent geworden. Dass die betreffenden Anlagen noch vorhanden sind, beweisen die Rückschläge in die Stammform, die bei allen solchen Varietäten nicht ganz selten auftreten, und bei denen nach de Vries die latente Anlage wieder aktiv geworden ist. Unter Zugrundelegung dieser Vorstellung lassen sich in der Tat alle Mendel'schen Erscheinungen ungezwungen erklären. In den somatischen Zellen der Hybride erster Generation liegen aktive und latente Anlagen nebeneinander. Wirksam können nur die aktiven sein, der Bastard muss daher dem der Stammform angehörigen Elter nachschlagen. Durch den Austausch der Anlagen erhalten die Sexualzellen diese dann in verschiedenartigster Mischung. Jedoch erhält jeder Ei- oder Spermakern immer nur eine aktive oder eine latente Anlage. Es werden also in bezug auf ein Merkmal reine Gameten gebildet. Werden die Hybride unter sich gekreuzt, so wird es in der Hälfte der Zygoten zur Vereinigung von aktiven und latenten Anlagen kommen, ein Viertel wird nur aktive, und eines nur latente Anlagen enthalten. Da ferner die letzteren bei gleichzeitiger Anwesenheit der aktiven nicht zur Geltung kommen, müssen von den Hybriden zweiter Generation drei Viertel das Merkmal der Stammform tragen, und nur ein Viertel der Varietät angehören. Die Hybride zerfallen also in zwei scharf gesonderte Gruppen und zwar genau in den von Mendel beobachteten Zahlenverhältnissen.

De Vries' Überlegungen erklären mithin sowohl Prävalenz- als Spaltungsregel zufriedenstellend. Dabei haben sie noch den großen Vorzug, dass sie alle anderen Eigenschaften der in Betracht

kommenden Pflanzen von den Mendel'schen Merkmalspaaren unabhängig machen. Alle anderen Charaktere können selbständig variieren und sich in beliebiger Weise mischen. Nur das eine Merkmalspaar richtet sich nach der Regel. Auch das ist mit den Beobachtungen im besten Einklang. Und doch stehen auch diesem Erklärungsversuch gewichtige Bedenken entgegen. Von vornherein kann er nur zutreffen für Pflanzen und für solche Tiere, bei denen sich die Chromosomen zur Konjugation der Länge nach aneinander legen. Bei allen anderen aber ist ein Austausch von Anlagen, wie ihn de Vries sich denkt, nicht möglich. Auch dürfte es nicht angehen, in allen Mendel'schen Fällen den Unterschied der beiden Formen auf das Fehlen einer Eigenschaft bei der einen zurückzuführen. Für den Albinismus, für Unterschiede in der Ausstattung mit Haaren und Dornen und einige andere könnte man die Voraussetzung zugeben. Aber z. B. die „Angorahaarigkeit", oder Überzahl von Zehen sind doch Merkmale, die sich kaum durch Fehlen einer Eigenschaft erklären lassen, und trotzdem richten sie sich nach den Mendel'schen Regeln. Mithin erweist sich auch die Erklärung durch Annahme latent gewordener Anlagen als zu eng und kann nicht allen Tatsachen gerecht werden.

Den neuesten, von seinen Vorgängern wieder erheblich abweichenden Versuch, die Mendel'schen Regeln zu deuten, hat schließlich Ziegler (1905) gemacht. Er lehnt ein Eingehen auf kleinere Vererbungseinheiten als die Chromosomen grundsätzlich ab, weil ihre Existenz noch zu hypothetisch sei, um mit ihnen schon bei der Erklärung von Tatsachen zu rechnen. In jedem Chromosom lässt er das ganze Keimplasma enthalten sein, und zwar nur einmal. Die Chromosomen sind also untereinander wohl qualitativ verschieden, potentiell aber gleichwertig. Die Anlagen für jedes selbständig variierende Merkmal sind mithin im Kern sovielmal enthalten, als die Normalzahl seiner Chromosomen beträgt. Überträgt man diese Vorstellungen auf die Mendel'schen Fälle, so ergibt sich folgendes. „Es werden zwei verschiedene Sorten gekreuzt, welche in einem Merkmal differieren, und in der kommenden Generation finden wir keine Mischung in bezug auf dieses Merkmal. Diese Generation enthält gleich viele Chromosomen vom Vater und von der Mutter. Man kann also sagen: dominierende Merkmale sind solche, welche bei gleicher Chromosomenzahl vorherrschend werden. In der folgenden Generation zeigt ein Viertel der Exemplare das rezessive, die übrigen das dominierende Merkmal. Es entstehen dreierlei Individuen, erstens solche, welche das rezessive Merkmal zeigen und dieses konstant auf ihre Nachkommen vererben, zweitens solche, welche das dominierende Merkmal zeigen und dieses konstant auf ihre Nachkommen vererben, drittens solche, welche das dominierende Merkmal zeigen und dieses nicht konstant.

sondern wieder unter ähnlicher Spaltung vererben. Die Zahlen dieser drei Sorten von Individuen verhalten sich zueinander wie 25 : 25 : 50." „Die obengenannten drei Sorten ergeben sich daraus, dass in denjenigen der ersten Abteilung die Chromosomen desjenigen Individuums prävalieren (d. h. die Überzahl haben), welches das rezessive Merkmal hatte, in der zweiten Abteilung die Chromosomen desjenigen Individuums, welches das dominierende Merkmal hatte, während in der dritten Abteilung beiderlei Chromosomen in annähernd gleicher Zahl vorhanden sind und folglich das dominierende Merkmal zutage tritt." Wie Ziegler selbst zugibt, genügt seine Erklärung nur unter der Bedingung, dass alle Chromosomen eines Kernes potentiell gleichwertig sind. Dieses ist nun aber für keinen einzigen Organismus bewiesen. Und einfach a priori braucht die Annahme nicht richtig zu sein. Das haben uns Boveri's (1902) berühmte Experimente gezeigt. Im Seeigelkeim sind die Chromosomen sicher nicht alle die Träger der gleichen Vererbungsanlagen. Und die verschiedene Größe der Chromosomen in den Kernen von Insekten und anderen Tieren lässt es auch für diese wahrscheinlicher erscheinen, dass jedes Chromosom von seinen Geschwistern verschieden ist und nur einen Teil des ganzen Keimplasmas enthält. Für die überwiegende Mehrzahl der Organismen werden wir vielleicht die Frage nie entscheiden können. Aber um so mehr muss es von einer Vererbungshypothese, die auf der Höhe der Zeit stehen will, verlangt werden, dass sie beiden Möglichkeiten gerecht wird. Doch selbst unter der Voraussetzung, dass alle Chromosomen eines Kernes potentiell gleichwertig sind, reicht Ziegler's Erklärungsversuch nicht aus. Denn die Keimzellen seiner ersten und zweiten Abteilung enthalten neben den prävalierenden Chromosomen noch die anderen, wenn auch in geringerer Zahl, sind also keineswegs reine Gameten. Züchtet man die aus ihrer Vereinigung hervorgegangenen Organismen in Inzucht weiter, so müssen in den Zellen ihrer Nachkommen wieder alle möglichen Kombinationen der zwei Sorten von Chromosomen auftreten. Genügend große Zahlen von Individuen vorausgesetzt, müssen demnach auch in jeder Brut Fälle vorkommen, bei denen sich die ursprünglich in der Minderzahl vorhandenen Chromosomen so sehr anhäufen, dass sie das Übergewicht erlangen. Es können also auch diese beiden Abteilungen von Hybriden nicht rein weiterzüchten, wie es die Regel verlangt, sie müssen vielmehr ebenfalls spalten, wenn auch nach anderen Zahlengesetzen, als die Bastarde erster Generation. Die Mendel'schen Regeln könnten also nie vollkommen zur Geltung kommen. Sie verlangen eben unbedingt die Bildung von reinen Gameten.

So genügt also keiner der bisherigen Erklärungsversuche allen Tatsachen. Aber ein jeder von ihnen enthält wertvolle Ansätze zu einer vollkommen befriedigenden Deutung. Und jedem von

ihnen werde ich wichtige Gedanken zu entnehmen haben, wenn ich es jetzt versuche, durch eine neue vorläufige Hypothese wenigstens den bis jetzt bereits erkannten Schwierigkeiten zu begegnen. Mein Ausgangspunkt wird dabei Weismann's Keimplasmatheorie sein, und im ganzen Verlauf meiner Auseinandersetzung wird der Kenner der Weismann'schen Werke den Einfluss seiner Gedanken merken, auch wo ich seinen Namen nicht ausdrücklich nenne. Je tiefer man sich in den Ideenkreis eines Forschers hineingelebt hat, um so leichter vergisst man es ja, sich immer Rechenschaft davon zu geben, dass man mit seinen Gedanken operiert.

Mit Weismann betrachte ich das Chromosom als einen Idanten, der sich zusammensetzt aus Iden, welche unter sich potentiell gleichwertig sind. Setzt man, wie das z. B. Ziegler tut. Gleichwertigkeit der Chromosomen voraus, so sind natürlich alle Ide des Kernes ebenfalls gleichwertig. Dann enthält eben jedes bereits das gesamte Keimplasma in sich. Wahrscheinlicher erscheint es mir aber nach den Arbeiten von Boveri (1902) und Sutton (1902). dass die Chromosomen ungleichwertig sind, und jedes nur einen bestimmten Teil der gesamten Vererbungssubstanz in sich birgt. Dann enthält jedes Id ebenfalls nur einen Teil des Keimplasmas, aber alle Ide eines Idanten denselben. Es sind demgemäß die Determinanten oder Anlagen für jedes selbständig variierende Merkmal so oft vorhanden, als gleichwertige Ide im Kern existieren, d. h.: entweder soviel ein Chromosom, oder aber (nach Ziegler's Auffassung) soviel der ganze Chromosomenkomplex Ide enthält. Die ganze Frage nach der Gleich- oder Verschiedenwertigkeit der Chromosomen kommt für uns weiter nicht in Betracht. Meine Hypothese genügt, wie sich zeigen wird, beiden Eventualitäten. Die Ide sehe ich mit Weismann in den Mikrosomen verkörpert. Sollten andere Forscher in diesen lieber bereits Komplexe von Iden erblicken wollen, so habe ich nichts dagegen. Auch dieses Dilemma ist für mich irrelevant. Überhaupt bin ich in allem, was im Bau des Keimplasmas noch hypothetisch ist, bereit, den weitesten Spielraum einzuräumen.

Meinen Erklärungsversuch beginne ich mit dem zweiten Teil der Mendel'schen Regel, weil dieser der Deutung zugänglicher ist. Die Spaltungsregel ist ja sogar scheinbar schon genügend erklärt durch die neueren Forschungen über das Wesen der Reduktionsteilungen. Die Hauptbedingung für die Mendel'schen Spaltungen, Reinheit der Gameten, wird durch die Reifungserscheinungen, nach der heute fast allgemein geltenden Auffassung, tatsächlich gewährleistet. Zu erklären bleibt nur, warum die Spaltungsregel nicht in allen Fällen gilt, warum wir trotz reiner Gameten aus den meisten Kreuzungen intermediäre Bastarde hervorgehen sehen.

Der Grund hierfür lässt sich, wie mir scheint, durch eine sehr einfache Überlegung finden, die allen bekannten Beobachtungen gerecht wird. Wir dürfen annehmen, dass in den Urkeimzellen eines bisexuell erzeugten Organismus eine doppelte Erbmasse vorhanden ist, von zur Hälfte väterlicher, zur Hälfte mütterlicher Provenienz. Im sogen. „Ruhestadium" der Kerne befindet sich nun das gesamte Chromatin in „staubförmiger Verteilung". Die Chromosomen sind scheinbar aufgelöst, die Ide durch den ganzen Kern zerstreut. Aus diesem „Magmastadium" gehen dann wieder individualisierte Chromosomen hervor, indem das Chromatin sich sammelt und in gesetzmäßiger Weise anordnet. Schließlich entsteht wieder eine bestimmte Zahl von Chromosomen, von denen wir annehmen dürfen, dass sie in zwei Gruppen von verschiedener Herkunft zerfallen. Es sammeln sich also die Ide wieder zu Idanten. Nimmt man, wie ich das tue, an, dass die Chromosomen unter sich potentiell verschiedenwertig sind, so folgt daraus, dass immer lauter gleichwertige Ide sich zu einem Idanten gruppieren. Jede Chromosomenart ist aber in einem Paar vorhanden. Es fragt sich nun, ob sich bei der Rekonstitution der Chromosomen auch immer die Ide gleicher Provenienz zu einem Idanten vereinigen. Ich mache die Annahme, dass dieses nicht der Fall ist. Vielmehr scheint mir folgende Auffassung den Tatsachen zu entsprechen. In den Zellen von Organismen, deren Eltern sich in allen wesentlichen Stücken gleichen, oder doch nur wenig voneinander abwichen, sind auch die Ide einander noch sehr ähnlich. Bei der Chromosomenbildung werden in jeden Idanten sowohl väterliche als mütterliche Ide vereinigt werden können. In welchen Zahlenverhältnissen das geschieht, wird einfach von der gegenseitigen Lage und anderen Zufälligkeiten abhängen. Werden dann durch die Reifungsteilungen väterliche und mütterliche Chromosomen wieder reinlich geschieden, so setzt sich jedes von ihnen noch aus zweierlei Iden in wechselnder Anzahl zusammen. Und ebenso erhalten die Zygoten in jedem Falle beiderlei Anlagen gemischt. Die Nachkommen müssen daher ebenfalls Charaktere beider Eltern aufweisen, und zwar in recht verschiedenen Verhältnissen. Bei einem verhältnismäßig großen Teil werden väterliche und mütterliche Ide sich ungefähr die Wage halten. Die Jungen werden sich also als mehr oder weniger genaue Mittelformen zwischen beiden Eltern ausweisen. In ebenfalls zahlreichen Fällen wird eine Sorte von Iden an Zahl überwiegen, und dementsprechend der Einfluss des Vaters oder der Mutter stärker erscheinen. Bei einigen wenigen Exemplaren endlich werden die Ide des einen Elters so vorherrschen, dass die Charaktere des anderen kaum mehr zur Geltung kommen.

Da außerdem die Idkombinationen auch in den einzelnen Chromosomen einer und derselben Keimzelle verschieden sein können, so können die Nachkommen natürlich auch in einigen Merkmalen dem einen, in anderen dem anderen Elter ähnlich werden. Es sind also alle Erscheinungen möglich, die bei der Vererbung innerhalb eines engeren Formenkreises tatsächlich beobachtet werden.

Anders liegen die Verhältnisse in den Mendel'schen Fällen. Hier sind, wie ich annehme, die Ide, welche die Determinanten des spaltenden Merkmalspaares enthalten, bei beiden Eltern so verschieden geworden, dass sie sich nicht mehr in einem Idanten vereinigen lassen. Bei der Rekonstitution der Chromosomen werden die abgeänderten Ide wieder sämtlich zur Bildung des einen Idanten zusammentreten, von dem sie stammen. In bezug auf die eine Gruppe von Iden werden so reine Gameten gebildet, wie die Spaltungsregel es verlangt. Alle anderen Gruppen von Iden, die noch nicht denselben Grad von Verschiedenheit erreicht haben, bleiben hiervon ganz unabhängig. Die Reinheit der Gameten und damit die Spaltungserscheinungen können auf ein Chromosomenpaar beschränkt bleiben. An allen übrigen kann sich die Durcheinandermischung der Ide ebenso vollziehen wie in den nicht Mendel'schen Fällen. So können die Hybride trotz der Spaltung des einen Merkmalspaares eine ganze Reihe intermediärer Charaktere aufweisen.

Formal genügt meine Hypothese also zur Erklärung der Erscheinungen. Es fragt sich nur, wie weit sie sich schon heute empirisch stützen lässt. Das wesentliche an meiner Auffassungsweise ist die Annahme eines Austausches von väterlichen und mütterlichen Iden in den Keimbahnzellen. Dass ein solcher postuliert werden muss, hat bereits de Vries (1903 b) nachgewiesen, wie ich schon oben erwähnte. Mit diesem Forscher stimme ich also in dem hauptsächlichsten Punkte überein. Ich unterscheide mich dagegen von ihm durch die Vorstellung, die ich mir darüber gebildet habe, wie sich der angenommene Austausch der Ide vollzieht. Ich habe schon oben dargetan, dass ein Vorgang, wie ihn de Vries sich denkt, nur bei solchen Formen möglich ist, wo die Chromosomen sich zur Konjugation der Länge nach aneinander legen, also höchstens bei Pflanzen und einem Teil der Tiere. Meine Auffassung passt dagegen für alle denkbaren Reduktionstypen, da ich den Austausch der Ide bereits in die früheren Stadien verlege, die in allen Fällen im wesentlichen dieselben sein dürften. Auch beansprucht mein Erklärungsversuch nicht so subtile, und mit dem Mikroskop nicht nachweisbare Vorgänge, wie das direkte Hinüberwandern der Anlagen von einem fertig gebildeten Kernfaden zum anderen. Ich lehne mich enger an direkt Beobachtetes

an, als de Vries. In fast allen Stücken stimmen zu meinen hypothetischen Erörterungen z. B. die Resultate über die Rekonstitution der Chromosomen, die Strasburger (1904 u. 1905) in zwei neueren Arbeiten nach eignen und seiner Schüler Untersuchungen mitgeteilt hat. Strasburger beschreibt, wie in den „Gonotokonten" verschiedener Pflanzen das Chromatin in Brocken von verschiedener Gestalt und Größe auf dem Wabenwerk des Kerngerüstes verteilt ist. Wenn der Kern sich zur Teilung anschickt, wandern die Chromatinkörnchen auf eine Anzahl von Zentren zu. Und zwar finden sich solcher Attraktionspunkte ebensoviele, als die halbe Normalzahl der Chromosomen beträgt. An jedem Zentrum liegt also der Bildungsherd eines Paares von Chromosomen. Bei Pflanzen mit Chromosomen von verschiedener Größe, wie *Galtonia* und *Funkia*, ließ sich außerdem feststellen, dass die an einer Stelle des Kerngerüstes entstehenden beiden Chromatinfäden gleich groß sind. Man wird Strasburger wohl Recht geben dürfen, wenn er annimmt, dass ein jedes solches Paar immer aus je einem väterlichen und einem mütterlichen Chromosom besteht. Diese verschmelzen vorübergehend, indem sie sich der Länge nach aneinander legen, zu je einem „Zygomiten". Später sondern sich die verschmolzenen Chromosomen wieder voneinander, welcher Vorgang früher fälschlich als erste Längsspaltung aufgefasst worden ist. Während der engen Vereinigung der Chromosomen soll sich nun auch nach Strasburger der Austausch der Anlagen, wie de Vries ihn annimmt, vollziehen, und ebenso die Vorgänge, „wie sie eine Spaltung der Merkmale bei den Monohybriden verlangt". Strasburger hat hier, ebenso wie de Vries, in erster Linie pflanzliche Organismen im Auge. Für diese würde seine Erklärung ja auch vollkommen ausreichen. Da wir aber in der Chromatinreduktion bei tierischen Objekten eine Konjugation der Chromosomen in der Längsrichtung keineswegs immer voraussetzen dürfen, da ferner ein so fundamentaler Vorgang, wie der Austausch der Vererbungsanlagen wohl im ganzen organischen Reich derselbe sein dürfte, scheint mir mein oben angedeuteter Erklärungsversuch besser allen Anforderungen zu genügen. Zu den Beobachtungen stimmt er ebensogut wie die Deutungen von Strasburger und de Vries. Ja, er hat sogar den Vorzug, einen bedeutend einfacheren Mechanismus zu erfordern. Denn ich brauche für meine Hypothese gar keine besondere Austauschsbewegung, kein Hinüberwandern der Ide auf das benachbarte Chromosom. Nach meiner Auffassung spielt sich alles wesentlich einfacher, bereits während der Rekonstitution der Chromosomen ab.

Aus den Beobachtungen von Strasburger und seinen Schülern entnahmen wir, dass das Chromatin auf bestimmte Zentren zuströmt, deren jedes den Bildungsherd eines Paares von Chromosomen darstellt. Es müssen hier also richtende Kräfte walten, die es be-

wirken, dass die Chromosomen wieder in derselben, oder wenigstens ähnlicher Zusammensetzung gebildet werden, die sie vor ihrer scheinbaren oder wirklichen Auflösung besaßen. Dabei ist es gleichgültig, ob man den Chromatinpartikeln oder Iden selbst etwa chemotaktische Eigenschaften zuschreibt, oder ob man die Anziehung von den Bestandteilen des Kerngerüstes ausgehen lässt. Jedenfalls ist die Annahme nicht zu gewagt, dass sich in jedem rekonstituierten Idanten nur solche Ide sammeln, die von ihm selbst herstammen, oder sich von seinen Iden nicht wesentlich unterscheiden. Sind also die väterlichen und mütterlichen Chromosomen eines Organismus einander sehr ähnlich, so kann bei der Bildung der Sexualzellen eine ausgiebige Mischung der beiderseitigen Keimplasmen vor sich gehen; die Nachkommen werden demgemäß intermediäre Mischlinge sein und zwar in recht verschiedenen Formen. Anders aber dürften die Verhältnisse liegen, wenn die Ide in den Idanten eines Paares stark voneinander verschieden sind, wie das in den Mendel'schen Fällen vorauszusetzen ist. Wir dürfen dann annehmen, dass jedes der abgeänderten Ide nur dem Bildungsherd des Chromosoms zuwandern kann, von welchem es stammt, also entweder dem väterlichen oder dem mütterlichen. Der Austausch der Ide unterbleibt an dieser einen Stelle des Kernterritoriums, und es werden in bezug auf einen bestimmten Idkomplex reine Gameten gebildet, wie die Regel es verlangt. Bei der Kreuzung muss dann das eine Merkmalspaar aufspalten. Man könnte sich den Vorgang vielleicht auch so denken, dass stark abgeänderte Ide sich überhaupt nicht im Kern zerstreuen, sondern auch während des Ruhestadiums vereint bleiben, und deshalb nicht mit den anderen durchmischt werden können. Eine solche Auffassung hat etwas besonders Bestechendes, wenn man mit de Vries in den Mendel'schen Fällen das rezessive Merkmal immer auf das Latentwerden einer Anlage zurückführt. Denn dazu würde es stimmen, dass die betreffenden Ide schon während der Anfangsstadien der Gametenbildung sich inaktiv verhalten.

Ich will übrigens gern zugeben, dass ich bei meinem Erklärungsversuch mit etwas vagen Begriffen operiere, wie Affinität zwischen Mikrosomen und Liningerüst. Als vorläufige Arbeitshypothese und nur als solche will er gelten — dürfte er aber immerhin brauchbar sein. Denn er steht mit keiner Beobachtung im Widerspruch und reicht zur Erklärung der fraglichen Erscheinungen aus. Und es lässt sich zeigen, dass wir von dem so gewonnenen Standpunkt aus, auch die Prävalenzregel erklären können. Eine fundamentale Tatsache müssen wir allerdings noch ohne tieferes Verständnis, quasi als Axiom, hinnehmen. Bei intermediären Bastarden sehen wir die väterlichen und mütterlichen Determinanten eines Merkmalspaares gemeinschaftlich wirken, so dass der kindliche Charakter

eine mittlere Stellung zwischen den Extremen der beiden elterlichen einnimmt, also gleichsam als Resultante zweier Kräfte erscheint. Bei Mendel'schen Hybriden verschwindet dagegen das eine Merkmal scheinbar ganz. Hier sind demgemäß zurzeit immer nur die Determinanten des einen Elters wirksam. Für diese wichtige und auffallende Erscheinung scheint mir eine befriedigende Erklärung noch auszustehen. De Vries hilft sich mit der Annahme, dass das rezessive Merkmal sich in latentem Zustande befindet. Ich wies schon oben darauf hin, dass diese Deutung für manche Fälle, z. B. den Albinismus, recht gut zutrifft. Für andere, wie den ebenfalls rezessiven Angoracharakter, versagt sie aber. Denn will man die abnorme Haarlänge durch Latentwerden von Anlagen erklären, so muss man der Aktivität der entsprechenden Determinanten geradezu eine hemmende Wirkung auf das Wachstum der Haare zuschreiben. Man könnte die gegenseitige „Exklusivität" der Merkmale eines Mendel'schen Paares vielleicht einfach auf ihre starke Divergenz zurückführen, die ein Zusammenwirken unmöglich macht. Aber auch das ist mehr eine Umschreibung als eine wirkliche Erklärung. Auf eine solche muss ich also noch verzichten. Dagegen glaube ich schon jetzt durch meine Hypothese erklären zu können, warum in einem bestimmten Falle fast immer dasselbe Merkmal dominiert und hierin kein Wechsel eintritt.

Ich habe bis jetzt der Einfachheit wegen angenommen, dass die Idanten, welche das spaltende Merkmalspaar repräsentieren, wirklich ganz aus Iden der einen Seite, also nur als väterlichen oder mütterlichen, zusammengesetzt sind. Das ist aber, wie sich leicht zeigen lässt, keineswegs der Fall. Werden zwei Varietäten einer Art, die bei Paarung mit der Stammform Mendel'sche Bastarde geben, untereinander gekreuzt, so schlagen die Nachkommen rein in die gemeinsame Stammform zurück. Schwarze und weiße Mäuse z. B. bringen miteinander rein graue Junge hervor, die sich in nichts von wilden Mäusen unterscheiden. Und dieselbe Erfahrung hat man in zahlreichen ähnlichen Fällen gemacht. Die Gameten der spaltenden Rassen sind also nur scheinbar ganz rein. Sie enthalten de facto, wie aus diesen Zuchtresultaten mit zwingender Notwendigkeit hervorgeht, neben den abgeänderten Iden immer auch noch solche der Stammrasse, aber offenbar in so geringer Zahl, dass sie nicht zur Geltung kommen. Kreuzt man die beiden abgeänderten Rassen, so werden dreierlei Ide zusammengebracht: in jedem der kopulierenden Gameten solche je einer Varietät, in beiden außerdem solche der Stammform. Letztere müssen sich also summieren; und während sie in jedem Gameten in der Minorität waren, werden sie in der Zygote das Übergewicht erlangen und so den Rückschlag in die Stammrasse bewirken. Kreuzt man diese, der ursprünglichen Stammform völlig gleichenden

Tiere untereinander, so müssen sie natürlich wieder aufspalten in die beiden abgeänderten und den Stammtypus. Und auch das ist in der Tat der Fall, wie besonders exakt Cuénot (1903) nachgewiesen hat. Da es demnach als erwiesen gelten kann, dass die scheinbar reinen Gameten, oder genauer gesagt, Idanten, einige Ide der antagonistischen Form enthalten, so erklärt sich auch das Dominieren des einen Merkmals bei den Mendel'schen Hybriden erster Generation in sehr einfacher Weise. Nehmen wir wieder das Beispiel grauer und weißer Mäuse, so sind bei den Albinos noch nicht alle Ide abgeändert, sondern einige enthalten noch „graue Determinanten", um mich kurz auszudrücken. Bei der Kreuzung der weißen Maus mit einer gewöhnlichen wilden kommen in eine Zygote immer zu den Iden des grauen Elters einige gleiche, die aus der albinotischen Gamete stammen. Es müssen also die „grauen Ide" überwiegen, und da von beiderlei Determinanten, wie wir wissen, nur eine Art wirksam sein kann, muss die ganze Brut einförmig grau ausfallen. So erweist sich in unserem Fall das Dominieren des einen Merkmals einfach als eine Art von Atavismus, dadurch hervorgerufen, dass im Keimplasma der Varietät immer noch eine Anzahl nicht abgeänderter Ide mitgeführt werden. Und ebenso verhält es sich in zahlreichen anderen Beispielen. Es gilt ja überhaupt als Regel in den Mendel'schen Fällen, dass sich die Stammform der Varietät überlegen erweist, dass also das „phylogenetisch ältere" Merkmal gegenüber dem jüngeren dominiert. Ich möchte an dieser Stelle nicht unterlassen, an die Ähnlichkeit meiner Gedankengänge mit Tschermak's (1903) Theorie der „Kryptomerie" zu erinnern. Kryptomer nennt Tschermak Formen, die „latente" Eigenschaften enthalten, welche nur an ihren „Vorfahren oder Nachkommen zutage treten". Das Hervortreten der latenten Merkmale wird namentlich durch Kreuzung mit anderen Formen hervorgerufen. So ergaben ihm z. B. Kreuzungen zwischen rosablühenden Exemplaren von *Pisum arvense* mit weißblühenden von *Pisum sativum* durchweg rotblühende Hybride erster Generation. In der zweiten Generation trat dann Spaltung ein in rot, rosa und weißblühende Individuen. Tschermak schließt hieraus und aus den weiteren Zuchtresultaten, dass seine beiden Ausgangsformen kryptomere Rassen waren und dass die gemeinsame Stammform beider eine rotblühende Erbse gewesen sein müsse. Die scheinbar als Novum auftretende rote Blütenfarbe wird also als Atavismus gedeutet. Tschermak's Auffassung zeigt weitgehende Übereinstimmung mit der meinigen. Nur lässt er die Tatsache der Kryptomerie selbst unerklärt, die ich einfach auf die Zahlenverhältnisse der Ide zurückzuführen versuche. Auch wendet er seine Lehre noch nicht allgemein auf das dominierende Merkmal bei Mendel'schen Hybriden erster Generation an.

Meine Erklärung der Prävalenzregel durch Atavismus erleidet aber eine wichtige Einschränkung. Es ist keineswegs in allen Fällen ausgemacht, dass das dominierende Merkmal auch wirklich das phylogenetisch ältere ist. Im Gegenteil erweist sich gar nicht selten auch ein sicher älterer Charakter als rezessiv. So fand z. B. Bateson (1902) bei der Kreuzung verschiedener Hühnerrassen, dass dreireihige, viellappige und andere komplizierte Formen des Kammes über die einfache Form dominiert, wie wir sie bei den primitiven Rassen finden, und wie auch *Gallus bankiva* sie aufweist, die gemeinsame Stammform sämtlicher Rassen von Haushühnern. Ferner ergaben Kreuzungen von fünfbändrigen und bänderlosen Exemplaren von *Helix nemoralis* nach Hartwig (1889) und ebenso von *Helix hortensis* nach Lang (1904), dass die Bänderlosigkeit über die Bänderung dominierte. Und doch müssen wir die fünfbändrigen Formen für die ursprünglichen halten. Nicht nur sind sie die einzigen, die an keinem Standort zu fehlen scheinen, sondern die Fünfbändrigkeit tritt bei *Helix nemoralis* nach Arndt (1877) auch unter der Nachkommenschaft anderer Varietäten „besonders häufig" auf, so z. B. bei Kreuzung von einbändrigen und bänderlosen Individuen. Sie verhält sich also ähnlich wie bei Mäusen die graue Farbe gegenüber den weißen, schwarzen und anderen Varietäten. Auch sonst sind einige Fälle, sowohl bei Tieren als bei Pflanzen, beschrieben worden, in denen das zweifellos jüngere Merkmal dominierte. Ja es ist sogar beobachtet worden, dass ein und dieselbe Eigenschaft in einigen Fällen Dominanz, in anderen Rezessivität zeigen kann. So konnte Bateson (1904) das von einer überzähligen fünften Zehe bei einer Rasse Dorkinghühner konstatieren. Aber auch diese auf den ersten Blick die Theorie widerlegenden Anomalien lassen sich mit meiner Hypothese in Einklang bringen. Ist eine Art oder Rasse durch Abänderung der Ide ihres Keimplasmas überhaupt variabel geworden, so können derartig abgeänderte Ide natürlich in sehr verschiedener Häufigkeit auftreten. Sie können vor allen Dingen in geringer Zahl auch in den Zellen solcher Individuen vorhanden sein, die die Charaktere der Stammform scheinbar rein an sich tragen. Werden nun solche mit Individuen der entsprechenden Varietät gekreuzt, so können sich in den Zygoten die Ide des jüngeren Merkmals so stark summieren, dass sie zur Dominanz gelangen. Die Zahl der abgeänderten Ide in den verschiedenen Exemplaren der Stammrasse und wohl auch der Varietät kann aber eine verschiedene sein. Denn ihr erstes Auftreten müssen wir auf Keimesvariation zurückführen; und diese kann ja von Generation zu Generation immer wieder von neuem in einigen Individuen einsetzen. Es müssen daher auch bei Kreuzungen der Stammform mit der Varietät recht verschiedene Kombinationen von Iden möglich sein, und daher in gewissen Fällen

jedes von beiden Merkmalen die Dominanz über das andere erlangen können, sobald Kreuzungsresultate aus verschiedenen Zuchtstämmen verglichen werden. Häufig werden solche Fälle aber nicht sein. Denn in der Regel überwiegt doch die Stammform die Varietät an Zahl der Individuen so beträchtlich, dass wir daraus den Schluss ziehen dürfen, auch die abgeänderten Ide seien die beträchtlich selteneren. Daher muss das Dominieren des phylogenetisch älteren Merkmales die Regel bleiben.

Einem Einwurf, der gegen meine Erklärung der Prävalenzregel gemacht werden könnte, muss ich noch begegnen. Ich habe oben zu zeigen versucht, dass Ziegler's „Chromosomentheorie" den Tatsachen nicht entspricht. Denn bei der von ihm angenommenen beständig neuen Durchmischung der Anlagen müssen auch bei den Nachkommen der rezessivmerkmaligen Tiere immer neue Kombinationen von Chromosomen auftreten. Und durch Summierung der Anlagen muss auch von ihnen immer ein gewisser Prozentsatz bei fortgesetzter Inzucht aufspalten. Man könnte mir nun entgegenhalten, dass auch nach meiner Hypothese die Repräsentanten des rezessiven Merkmals keine reinen Gameten enthalten. Der Unterschied der beiden Auffassungen beruht aber darin, dass ich für die Chromosomen jeder Varietät eine feste Zahl von abgeänderten Iden annehme, die wohl durch Keimesvariation, aber nie durch Kreuzung geändert werden kann, da nur gleichartige Ide gegeneinander ausgetauscht werden. So sind die Gameten zwar nicht wirklich rein, aber sie enthalten die Anlagen des einen Merkmals in so überwiegender Menge, dass die entgegengesetzten bei Inzucht nicht zur Geltung kommen. Die rezessivmerkmaligen und ein Teil der dominantmerkmaligen Tiere müssen daher bei Inzucht konstant bleiben. Ein Umschlag in die andere Form bei einigen Individuen, und damit ein scheinbares Spalten kann nur eintreten, wenn durch Keimesvariation die Ide des einen Merkmals stark zunehmen, also nur in seltenen Fällen. Und solche Ausnahmen sind auch de facto beobachtet worden, wenn man sie im ersten Enthusiasmus über die Mendel'sche Regel auch übersehen hat. Tschermak (1901) macht schon in seiner Neuausgabe der Mendel'schen Arbeiten auf solche der Regel widersprechende Rückschläge aufmerksam.

Meine Hypothese vermag demnach alle Tatsachen, die in den Geltungsbereich der Mendel'schen Regeln fallen, in einfacher Weise zu erklären. Sie gründet sich auf Vorstellungen von verschiedenen Graden der Affinität zwischen den Iden verschiedener Provenienz, wie sie ja auch andere Forscher, z. B. de Vries (1903 b) und Häcker (1904), ja sogar schon Darwin (1868) aus ihren Untersuchungen gewonnen haben. In scheinbarem Widerspruch steht meine Hypothese zu der von Rabl und Boveri begründeten Theorie von der Individualität der Chromosomen. Da diese immer wieder,

so noch neuerdings besonders von Fick (1905), heftig angegriffen wird, liegt mir daran, hier zu zeigen, dass sie trotz alledem nicht so unhaltbar ist, wie oft behauptet wird. Da ich einen Austausch von Iden annehme, so halte ich an der Theorie in ihrer strengsten Form allerdings nicht fest, beanspruche vollkommene Individualität und Konstanz also höchstens für die Mikrosomen. Aber in höherem Sinne bleiben auch bei meiner Auffassung die Chromosomen immer noch individualisierte Gebilde. Als distinkte Chromatinschleifen von genau derselben Zusammensetzung bleiben sie allerdings nicht erhalten, sondern ändern diese von Generation zu Generation. Aber jeder Organismus ändert seinen Bestand an Substanzteilen ebenfalls beständig während seiner ganzen Existenz und bleibt doch bis ans Ende seines Lebens ein Individuum. Ebenso büßt auch ein Infusor doch seine Individualität nicht ein, wenn es bei der Konjugation einen Mikronukleus gegen einen fremden austauscht. Erhalten bleiben die Chromosomen jedenfalls als Systeme von Kräften, die es bewirken, dass vor jeder Mitose das Chromatin immer wieder in bestimmter gesetzmäßiger Weise angeordnet wird. Will Fick auf Grund seiner „Manövrierhypothese" in den Chromosomen „lediglich taktische Formationen" sehen, so habe ich nichts dagegen, bitte ihn nur zu bedenken, dass eine solche ebenfalls eine Einheit ist und Individualität besitzt. Überhaupt kann ich mich seiner Auffassung fast ganz anschließen, sehe in ihr eben nur keine Widerlegung von Boveri's Theorie. Mir scheint, der ganze Streit fängt an in Wortklauberei auszuarten. Sollte aber wirklich die Majorität der Forscher geneigt sein, der Individualitätstheorie den Abschied zu geben, so wird man wohl immer sagen dürfen, sie hat für die Wissenschaft genug geleistet, um mit Ehren abtreten zu können.

Für gänzlich verfehlt muss ich aber Fick's Versuch erklären, auch die gangbare Ansicht von der Längsspaltung der Chromosomen ad absurdum zu führen. Fick meint, wenn die Chromosomenschwesterhälften wirklich identische Eigenschaften besäßen und die materiellen Substrate für diese Eigenschaften in der Längsrichtung hintereinander aufgereiht wären, dann würden wir zu dem Schlusse gedrängt, dass diese Substrate, also auch die isolierten Vererbungseinheiten, offenbar so breit sein müssten, wie das ganze Chromosom. Da aber unendlich viele solche Einheiten anzunehmen seien, so müssten die Erbeinheiten ganz unendlich dünne Scheibchen sein und dabei relativ riesig breit. In der Längsrichtung hintereinander aufgereiht sind aber höchstens die Mikrosomen. Und in diesen hat vor Fick wohl noch niemand die letzten Vererbungseinheiten vermutet. Vielmehr sind sie selbst wieder in komplizierter Weise aus Untereinheiten aufgebaut. Diese sind ihrerseits aber wieder lebendige, organisierte Gebilde. Sie können wachsen, sich teilen,

auseinanderwandern und so eine erbgleiche Teilung des ganzen Mikrosoms bewirken. Fick's Schluss ist nur dann zwingend, wenn man sich die Vererbungseinheiten als tote Massen vorstellt. Dann würden wir allerdings zu dem Bilde etwa eines in lauter feine Scheiben zerlegten und wieder zusammengesetzten Brotlaibes kommen, der dann behufs Teilung mit einem Messer der Länge nach mitten durchgeschnitten wird.

Nachdem wir gesehen haben, dass die Mendel'schen Regeln sich sehr wohl in Einklang bringen lassen mit den Resultaten der zytologischen Vererbungsforschung, dass sie aber nur in speziellen Fällen Geltung haben, müssen wir uns die Frage vorlegen, welcher Art denn diese Fälle sind, um so tiefer einzudringen in die Ursachen der auffallenden Erscheinung. Ganz im allgemeinen kann man sagen, dass bei der Kreuzung von Arten typisch Mendel'sche Fälle nicht vorkommen. In der Botanik gilt dieser Satz schon lange als erwiesen, und auch für die Tierwelt scheint er zuzutreffen. Das Experiment ist ja für den Zoologen viel schwieriger. Aber schon die bisherige Beobachtung lehrt zur Genüge, dass Artkreuzung auch bei Tieren fast stets intermediäre Hybride liefert. Das gilt für alle die massenhaft beobachteten Bastardierungen von Säugetieren und Vögeln. Von Amphibien ist noch neuerdings *Triton blasii*, den man lange für eine reine Art hielt, durch Wolterstorff (1904 a) als intermediärer Bastard von *T. marmoratus* × *cristatus* aufgedeckt worden[1]). Unter Süßwasserfischen sind ebenfalls sehr zahlreiche, aus Artkreuzung hervorgegangene Mischformen bekannt geworden. Und die massenhaft angestellten Vererbungsexperimente mit Schmetterlingen lehren dasselbe. Trotz eifrigen Suchens in der Literatur habe ich nur einen einzigen Fall ausfindig machen können, der den übrigen Erfahrungen wirklich zu widersprechen scheint. Blaauw (1899) kreuzte in seinem Tierpark zu Hilversum

1) Wenn Wolterstorff (1904 b), im Gegensatz zu meinen Ausführungen im Text, den *Triton blasii* unter die Mendel'schen Fälle einreihen will und wenigstens die Geltung der Prävalenzregel für bereits erwiesen hält, so beruht das auf einer vollkommenen Verkennung der Tatsachen. Denn Wolterstorff gibt selbst an, dass der „vorherrschende dominierende Einfluss" des *Triton marmoratus* nur an einem Teil der Bastarde zu beobachten ist, bei vielen anderen weist dagegen „die Dämpfung des hellen Grün" auf den abschwächenden Einfluss des *Triton cristatus*. Es kommen also in einer Brut Bastarde vor, die die elterlichen Charaktere in sehr verschieden hohem Grade zur Schau tragen, was der Regel widerspricht. Vollkommen scheint außerdem die Prävalenz der einen Stammform in keinem der beobachteten Fälle gewesen zu sein. Denn wenn Wolterstorff angibt, die grüne Rückenmitte und die dunklen Seitenbinden des *Triton marmoratus* seien auf der Oberseite „deutlich kenntlich", so spricht das wohl nicht dafür, dass sie vollkommen rein auftreten, wie die Prävalenzregel es verlangt. Vielmehr dürfen wir mit Sicherheit annehmen, dass *Triton blasii* ein typischer intermediärer Bastard ist, bei dem sich nur in vielen Fällen der Einfluss des einen Elters stärker zeigt, als der des anderen, wie das bei anderen Artbastarden ebenso beobachtet wird.

ein ♀ der weißen Schneegans (*Chen hyperboreus*) mit einem ♂ der blauen (*Chen coerulescens*). Die drei erzielten Jungen zeigten, nachdem sie herangewachsen waren, genau die Färbung des Vaters. Es hatte also, wenn wir aus den wenigen Exemplaren einen Schluss ziehen dürfen, die blaue Farbe sich als dominierend, die weiße als rezessiv erwiesen. Wir könnten es in der Tat mit einem typischen Mendel'schen Fall zu tun haben, wenn auch die Geltung der zweiten Regel noch nicht geprüft ist. Blaauw selbst schließt aber, interessanterweise, aus seinem Zuchtresultat sofort, dass die beiden Formen gar nicht gute Spezies, sondern lediglich Färbungsvarietäten sind. Mir fehlen die spezielleren ornithologischen Kenntnisse, um dieser Frage näher treten zu können.

Leichter analysierbar ist ein anderer Fall, der auf den ersten Blick ebenfalls für die Geltung der Mendel'schen Regeln auch bei Artkreuzungen zu sprechen scheint. Lang (1904) kreuzte ein bänderloses Exemplar von *Helix hortensis* mit einem fünfbänderigen von *Helix nemoralis* und erhielt lauter einfarbige Nachkommen, fand also die Prävalenzregel bestätigt. Hierbei muss aber eines in Betracht gezogen werden. Wir haben oben gesehen, dass Bänderlosigkeit bei beiden verwendeten Schneckenarten vorkommt, und dass sie sich nach den Untersuchungsergebnissen von Hartwig (1889) und Lang (1904) bei Kreuzungen innerhalb der Art der Fünfbänderigkeit gegenüber als dominierendes Merkmal erweist. Wir haben es also mit einem Mendel'schen Merkmalspaar zu tun, dass bei zwei nahverwandten Arten in ganz paralleler Weise vorkommt, und nicht mit den eigentlichen unterscheidenden Merkmalen der Arten. Diese wurden vielmehr an den Nachkommen in verschiedener Weise gemischt. In der Form der Schale und des Mundsaums ähnelten die Jungen mehr *Helix hortensis*, in der Färbung des Peristoms dagegen *Helix nemoralis*. Es muss in solchen Fällen immer das Verhalten von Art- und Varietätmerkmalen streng auseinander gehalten werden, was in der Botanik ja schon länger bekannt ist.

Aber auch bei der Kreuzung von Rassen und Varietäten einer Art haben die Mendel'schen Regeln durchaus nicht allgemeine Geltung. Vielmehr ergeben auch solche in sehr vielen Fällen intermediäre Bastarde. Bei den zahlreichen Zuchtrassen unserer Haustiere ist das ja unbedingt die Regel. Sonst wäre ein Veredeln minderwertiger oder primitiver Rassen durch Kreuzung mit hochgezüchteten gar nicht möglich; und darin beruht doch eine Haupttätigkeit des Tierzüchters. Und auch die Varietäten und Lokalrassen wilder Tiere ergeben bei Kreuzung gewöhnlich Mischtypen. Nur ist hier die Zahl der Beobachtungen naturgemäß viel geringer. In der freien Natur lässt sich gewöhnlich nicht sicher unterscheiden, ob man es mit einem Bastard zwischen zwei Varietäten zu tun

hat, oder nur mit einem weniger typischen Exemplar der einen Form. Und in zoologischen Gärten wird viel mehr mit Art- als mit Varietätenkreuzungen gearbeitet. Einige gut untersuchte Beispiele möchte ich immerhin hier anführen. So kreuzte Standfuß (1896) *Callimorpha dominula* mit der Varietät *persona*, die sich namentlich durch die Färbung der Hinterflügel unterscheiden. Bei der typischen *C. dominula* sind sie rot mit schwarzen Flecken, bei der Varietät dagegen vorherrschend schwarz mit gelben Zeichnungen. Die Bastarde hatten durchweg rot und schwarz gezeichnete Hinterflügel, „nur unterseits öfter mit gelber Beimischung". Die Ausdehnung des Schwarz war eine sehr wechselnde, bei einigen Stücken muss es nach Standfuß' Abbildungen fast so reichlich gewesen sein, wie bei der Varietät *persona*. Ähnliche variable intermediäre Bastarde erhielt derselbe Lepidopterologe bei der Kreuzung von *Spilosoma mendica* mit *Sp. mendica* var. *rustica*, einer aus wenigen Gegenden (Graubünden, Rumänien, Kaukasus) bekannten Lokalform, die sich namentlich durch die sehr helle Färbung des Männchens auszeichnet. Die männlichen Bastarde bildeten eine ganze Skala von Zwischenformen der beiden elterlichen Extreme. Ähnliche Resultate führt Standfuß (1896) noch einige nach eigenen und anderen Untersuchungen an, die aber weniger genau kontrolliert sind. Alle zeigen das völlige Versagen der Mendel'schen Regel für die beobachteten Varietäten von Schmetterlingen.

Von Säugetieren möchte ich nur einen sehr sorgfältig beschriebenen Fall von der Kreuzung zweier Lokalvarietäten mitteilen. Der gewöhnliche Fuchs (*Canis vulpes*) kommt bekanntlich in mehreren Varietäten vor, die zum Teil nur in bestimmten Gegenden auftreten. Zu den schönsten gehören die sibirischen „Silberfüchse", Tiere mit durchaus glänzend schwarzem, silbrig schimmerndem Pelze. Ein solcher wurde einmal lebend nach Livland gebracht und hier mit einer gewöhnlichen Rotfüchsin gepaart. O. v. Löwis (zitiert nach Brehm [1891]) beschreibt die Bastarde folgendermaßen: Der Rücken war „rauchig graubraun", die Seiten rauchbraun mit rein schwarzen, rötlichen aber auch einzelnen Silberhaaren untermischt. Die Unterseite war von der Kehle bis zum After mehr oder weniger schwarz. Auf der Schulter trugen die Tiere ein helleres rötliches „Farbenkreuz". Schwanz und Beine waren tiefschwarz. Die Jungen entkamen samt der Mutter in die Freiheit und einige Jahre später bekam v. Löwis bei einem Pelzhändler in Dorpat eine Anzahl sehr merkwürdiger Fuchsbälge zu Gesicht, die alle aus der Gegend des eben besprochenen Zuchtversuchs stammten und alle noch deutlich in verschiedenem Grade die Einwirkung des Silberfuchsblutes erkennen ließen. Dieser Fall ist noch deshalb besonders interessant, weil, wie wir noch sehen werden, in zahlreichen anderen Fällen gerade schwarze Varietäten

sich durchaus anders verhalten. Auch in Mitteleuropa kommen dunkle, schwärzliche Varietäten des Fuchses vor, und auch diese ergeben nach Brehm (1891) bei Kreuzung mit der roten Stammrasse intermediäre Bastarde, die sogen. Kreuzfüchse mit schwarzem Bauch, schwarzer Kehle und einem dunkeln „Kreuz“ auf den Schultern, welche Färbung allerdings mannigfach abändert.

Auch die verschiedenen Menschenrassen, die wir ebenfalls als ursprünglich geographische Varietäten betrachten dürfen, bringen, miteinander gekreuzt, bekanntlich immer Mischrassen hervor. Und dasselbe Resultat erhält man in den allermeisten Fällen auch bei der Paarung domestizierter Tiere mit ihren Stammformen. Hausschweine, Hauskatzen, die verschiedenen Taubenrassen, zahme, gelbe Kanarienvögel u. s. w. sind ja oft genug mit ihren wilden Artgenossen gekreuzt worden, ohne dass dabei die Prävalenz- oder die Spaltungsregel hätte konstatiert werden können. Auch im Pflanzenreich treffen die Mendel'schen Regeln durchaus nicht bei allen Rassenkreuzungen zu, wie Correns (1903) z. B. für verschiedene Maisrassen gezeigt hat.

Überhaupt sind die Mendel'schen Fälle — das muss einer weit verbreiteten Ansicht gegenüber ausdrücklich betont werden — zwar gesetzmäßige, aber verhältnismäßig seltene Erscheinungen, die scharf mit den allgemeinen Erfahrungen aus der Tier- und Pflanzenzüchtung kontrastieren. Es lohnt daher wohl, zu untersuchen, welche Merkmale es denn sind, die in den Geltungsbereich der merkwürdigen Regeln fallen, und ob sie nicht alle etwas Gemeinsames haben, das sie von anderen erblichen Eigenschaften unterscheidet. Ich will diese Untersuchung hier in erster Linie für das mir näher liegende und zugänglichere zoologische Gebiet versuchen; für die Fälle aus dem Pflanzenreich mich dagegen mehr auf die Angaben anderer Forscher stützen. In der Tierwelt ist es namentlich der Albinismus, der uns die meisten und am genauesten bekannten Beispiele für die Mendel'schen Regeln geliefert hat. Allerdings ist auch hier die Zahl der Beobachtungen relativ gering. Das Züchtungsexperiment an Tieren hat ja immer mit großen Schwierigkeiten zu kämpfen. Nur wenige Arten pflanzen sich in der Gefangenschaft ebenso reichlich fort, wie im freien Zustande, und die Vermehrungsziffer ist bei höheren Tieren meist überhaupt zu gering, um genügend große Zahlen zu erhalten. Immerhin ist durch zahlreiche Versuche mit Mäusen, Ratten, Meerschweinchen, Kaninchen festgestellt, dass der Albinismus bei Kreuzung mit normal gefärbten Formen in der ersten Generation verschwindet, also ein rezessives Merkmal darstellt, und ebenso dass er bei Inzucht der Bastarde wieder erscheint, und zwar in den von der Spaltungsregel verlangten Zahlenverhältnissen. Die einzelnen Fälle sind ja in den letzten Jahren so oft besprochen worden, dass ich mir eine Auf-

zählung hier wohl schenken kann. Auf einige Ausnahmen, die es immerhin auch gibt, komme ich später noch zu sprechen. Bei wilden Tieren ist es natürlich viel schwieriger, die Geltung der Mendel'schen Regeln in ihrem ganzen Umfang festzustellen. Es sind allerdings eine ziemliche Menge von Beobachtungen in der Literatur mitgeteilt, dass in einer Brut oder einem Wurf die zwei Varietäten rein und ohne Übergänge vertreten waren. Diese Fälle können aber sehr wohl einer anderen Gruppe von Vererbungserscheinungen angehören, auf die ich später zu sprechen komme. Von wirklich Mendel'schen Fällen dürfen wir erst reden, wenn beide Forderungen der Regel, sowohl die Dominanz in erster, als die Spaltung in zweiter Generation, erfüllt sind. Am ehesten können wir bei ungenügend bekannten Fällen noch dann die Hergehörigkeit vermuten, wenn das Dominieren des einen Merkmals nachgewiesen ist. Denn dieses scheint bei anderen auffallenden Vererbungserscheinungen allerdings nicht vorzukommen. Aber gerade hierfür fehlen an wilden Tieren noch fast alle Beobachtungen. Ich habe in der Literatur überhaupt nur zwei Fälle ausfindig machen können, die allenfalls hierher gehören dürften. Im Jahre 1866 brachte im zoologischen Garten zu Köln nach einer Mitteilung von Willemoes-Suhm (1867) eine weiße Elster, mit einem normal gefärbten Männchen gepaart, lauter normale Junge. Ferner wurde im Frankfurter zoologischen Garten ein weißer Rehbock mit roten Augen, also ein echter Albino, mit einer normalen Ricke gekreuzt. Die zwei erzielten Bastarde glichen nach Rörig (1897) in allen Stücken der Mutter. Das Dominieren der normalen Färbung scheint also auch beim Rehwild die Regel zu sein, wenn auch die geringe Zahl der Nachkommen noch keinen ganz sicheren Schluss zulässt. Des allgemeinen Interesses halber will ich noch die paar Beobachtungen über rezessiven Albinismus beim Menschen anführen. Der eine, neuerdings öfter besprochene Fall, den Farabee (1903) mitgeteilt hat, betrifft einen Albinoneger, der mit einer normalen Negerin verheiratet war. Die Kinder waren ausnahmslos schwarz, der Albinismus in der ersten Generation also verschwunden. Eine ähnliche Beobachtung berichtet v. Fischer (1873) auch von Europäern. Der Besitzer einer Schaubude hatte, vielleicht um wertvolle Schauobjekte zu gewinnen, ein typisch albinotisches Mädchen geehelicht. Die zwei Knaben, die aus dieser Ehe entsprossen, ließen keine Spur von Albinismus erkennen. Eine Fortsetzung des Experiments bis in die nächste Generation ist bei Menschen aus naheliegenden Gründen ja nicht ausführbar. Wir müssen uns daher einstweilen mit diesen spärlichen Tatsachen begnügen. Einige Fälle von Wiedererscheinen des Albinismus beim Menschen in mehreren Generationen habe ich noch in anderen Zusammenhang zu erwähnen.

Im allgemeinen können wir sagen, dass der Albinismus diejenige Varietät ist, für die die Geltung der Mendel'schen Regeln in der Zoologie am häufigsten und besten erprobt ist, und man legt sich die Frage vor, worin dieses Verhalten albinotischer Formen begründet ist. Die weiße Farbe, der Mangel an Pigment, kann es nicht sein. Das beweisen uns die weißgefärbten, also ebenfalls pigmentfreien Tierarten, die mit nahverwandten farbigen immer Zwischenformen hervorbringen. Mehrfach ist in der Diskussion von Vererbungsfragen in den letzten Jahren die Kreuzung von *Ursus arctos* und *maritimus* aus dem Nill'schen Tiergarten in Stuttgart erwähnt worden. Die Jungen, vier an der Zahl, aus zwei Würfen, erwiesen sich nach Rörig (1903) sämtlich als intermediäre Bastarde, die aber die Charaktere der Eltern in sehr verschieden hohem Grade an sich trugen. Auch nach Paarung der Hybriden mit dem eigenen Vater, also dem Eisbären, ließen die nur zum geringen Teil lebensfähigen Jungen noch deutlich das Blut der braunen Stammutter erkennen, wenn auch nur noch in schwachen Spuren.

Auch beim Fuchs ist eine Kreuzung mit seinem weißen, arktischen Vetter, *Canis lagopus* beobachtet worden, und zwar in der freien Natur, was bei Säugetieren bekanntlich nur sehr selten vorkommt. Der Eisfuchs war ein weibliches Tier, das als Irrgast weit nach Süden in Schweden vorgedrungen war, und sich deshalb mit keinem Männchen der eigenen Art vereinigen konnte. Von den vier beobachteten Jungen haben zwei Lönnberg zur Untersuchung vorgelegen. Die mit einer farbigen Abbildung versehene Arbeit Lönnberg's, die in einer schwedischen Jagdzeitung publiziert ist, stand mir leider nicht zu Gebote. Böttger (1896), dem die Tafel vorgelegen hat, gibt an, das abgebildete, fast ausgewachsene Tier, habe in Körperform und Pelzfarbe genau die Mitte zwischen *Canis vulpes* und *Canis lagopus* gehalten. Also auch hier haben wir als Produkt der Kreuzung zwischen einer farbigen und einer weißen Art echte intermediäre Bastarde.

Interessant ist auch das Winterkleid von Hybriden zwischen *Lepus europaeus* × *timidus*, welches Brehm (1891) nach Tschudi beschreibt. Diese verfärbten sich nicht am ganzen Körper, sondern entweder wurde nur der Vorderteil weiß, während die Hinterpartien grau blieben, oder es trat das umgekehrte Verhältnis ein. Hier haben wir also ebenfalls intermediäre, aber sogen. „Mosaikbastarde". Auch zwischen dem schwarzen (*Cygnus atratus*) und Höckerschwan (*Cygnus olor*) sind nach Noll (1868) mehrfach Hybride erzielt worden. Sie wiesen insgemein ein gefleckes Gefieder auf, an dessen Muster sich die beiden Farben in sehr verschiedenem Maße beteiligen können.

Endlich muss ich noch eines besonders interessanten Falles gedenken. Das Frettchen wird bekanntlich von den meisten For-

schern als Albino des gemeinen Iltis (*Putorius putorius*) aufgefasst, während andere daran festhalten, in ihm eine besondere Art *Putorius furo* zu sehen. Hier ist natürlich das Verhalten der Bastarde von besonderer Wichtigkeit. Brehm (1891) beschreibt diese als mehr dem Iltis, denn dem Frettchen ähnlich. Von ersterem sollen sie sich bloß durch „lichtere Färbung im Gesicht und an der Kehle" unterscheiden. Genauere Angaben macht v. Fischer (1873) nach mehreren, zum Teil selbst gezogenen Exemplaren. Ich gebe die wichtigsten Stellen seiner Arbeit wörtlich wieder. „Produkt von Frettweibchen und Iltismännchen: Kopf, Gesicht, Pfoten und Schwanz mehr dem Iltis ähnlich. Die vier Extremitäten bis an die Schultern sowie Hüften und der Schwanz tief braunschwarz. Der übrige Leib oben: Unterhaar bräunlich-weiß-gelb (nicht gelblichweiß), Oberhaar mit langen braunschwarzen Spitzen. Unterseite des Leibes heller, matter und weniger mit schwarzen Haaren untermischt. Der Gesamthabitus mehr der eines Iltisses als eines Frettchens. Produkte umgekehrter Richtung sind mir aus eigener Erfahrung unbekannt, da bei meinen Kreuzungsversuchen dieser Art sich sämtliche Paarungen als unfruchtbar erwiesen haben. Dagegen befindet sich ein ausgestopftes Exemplar eines solchen Blendlings im Museum zu Gotha, nach Angabe des Ausstopfers Ritter daselbst, ein Produkt von Iltisweibchen und Frettmännchen. Die Gestalt ist plumper, größer, die Färbung fast ganz die eines Iltisses mit Ausnahme des etwas helleren Kolorits an den Flanken. Besagte Junge waren die ganze Zeit ihres Lebens sehr kränklich und keine erlebte das Alter von sechs Monaten." „Die Augen bei Bastarden beider Richtungen sind nie rot, sondern besitzen eine dunkle Iris und schwarze Pupille. Jedoch bei einfallendem Licht schimmert die Pupille rötlich, selbst bei Tage, welcher Umstand wohl davon abhängt, dass die innere Auskleidung des Auges (Chorioidea) pigmentlos ist. Außerdem: Gewöhnlich ist eine Paarung unter diesen Blendlingen, selbst bei Vermeidung der Inzucht, schwer zu bewerkstelligen, erweist sich aber sogar nach glücklicher Vollendung meiner Erfahrung nach stets (nach Angabe anderer, für deren Richtigkeit ich nicht aufkomme, mit einigen Ausnahmen und zwar unter Forterbung der intermediären Form und Färbung, also auch für meine Ansicht) als vollkommen steril. Führt man dagegen den auf diese Weise entstandenen Bastarden Frettchenblut zu, indem man den Männchen normale Frettchenweibchen zugibt (umgekehrte Versuche sind bei mir nicht gelungen), so entstehen silbergraue bis braungraue Exemplare, also wieder eine intermediäre (sekundäre) Färbung." v. Fischer zieht aus den Zuchtexperimenten den Schluss, dass Iltis und Frettchen verschiedene, wenn auch nahverwandte Arten sind. Er hält das Frettchen für eine durch künstliche Zuchtwahl fixierte Form, deren brauner Vorfahr ausgestorben ist. Und ich

glaube, man wird v. Fischer zustimmen dürfen, obgleich greifbare anatomische Unterschiede zwischen Iltis und Frettchen nicht festgestellt sind. Sollte man selbst geneigt sein, auf die Färbung keinerlei Wert zu legen, so dürfte doch die Verminderung der Fruchtbarkeit bei den Bastarden unbedingt dafür sprechen, dass wir es hier mit zwei guten Arten zu tun haben.

Neben dem vollkommenen Albinismus, der sich auf das gesamte Fell und das Augenpigment erstreckt, ist hier noch der nur teilweise ausgebildete zu erwähnen. Wie zahlreiche hinlänglich bekannte Beobachtungen gezeigt haben, verhalten sich weißgescheckte Exemplare von Mäusen, Ratten, Meerschweinchen, Kaninchen etc. bei Kreuzung mit normal gefärbten Tieren in der Regel ganz so wie rein weiße; auch sie folgen meist streng den Mendel'schen Regeln. Dasselbe gilt aber auch von einigen anderen Farbenvarietäten derselben Arten, so namentlich von rein schwarzgefärbten, also melanistischen Rassen, aber auch von gelben und braunen. Auch diese ließen sich übrigens vielleicht als unvollkommene Albinismen deuten, selbst die schwarzen, so widersinnig das auf den ersten Blick scheinen mag. Bateson (1903) hat die Haare der Hausmaus mikroskopisch untersucht und festgestellt, dass in jedem Haar eines normal grau gefärbten Tieres drei verschieden gefärbte Pigmente enthalten sind, die sich auch chemisch verschieden verhalten: ein ganz undurchsichtiges schwarzes, ein weniger opakes braunes und ein durchsichtiges gelbes. Ihr Zusammenwirken gibt erst den „mausgrauen" Farbenton. Die verschiedenen Färbungsvarietäten kommen nach Bateson's Untersuchungen hauptsächlich durch das Fehlen eines oder mehrerer Pigmente zustande. Fehlt z. B. nur das schwarze, so erscheinen die Tiere goldgelb. Fehlt gleichzeitig auch das gelbe, so nimmt das Fell einen dunkleren schokoladenbraunen Ton an, der der Färbung des allein vertretenen braunen Pigments entspricht. Findet sich in den Haaren weder das braune noch das gelbe Pigment, so erscheinen die Tiere natürlich einfach schwarz. Da außerdem jedes der drei Pigmente in zwei Modifikationen auftreten kann, einer dichten und einer weniger dichten, so wird die Möglichkeit verschiedener Farbennuancen noch erhöht. Außerdem können die Pigmente an verschiedenen Körperstellen in verschiedener Weise ausgebildet sein oder fehlen. So kommt eine große Anzahl von möglichen Kombinationen zustande, deren eine ganze Reihe auch schon tatsächlich beobachtet ist. Bateson zählt, vollkommene Albinos einbegriffen, 13 verschieden gefärbte Rassen auf. Etwas abweichende Resultate hat Cuénot (1903) an seinen Untersuchungen über die Haarfarbe der wilden Mäuse gewonnen. Er konnte nur zwei Pigmente konstatieren, ein schwärzlichbraunes und ein gelbes. Ich vermute, dass es ihm nicht gelungen ist, das braune und schwarze zu isolieren. Das Vorkommen

rein brauner Mäuse spricht für die Richtigkeit von Bateson's Befunden. Jedenfalls erweisen sich alle die verschiedenen von dem normalen Grau abweichenden Nuancen als Defekte in der Pigmentierung, als deren höchster Grad der echte, vollkommene Albinismus erscheint. Insofern könnte man mit gutem Recht melanistische Exemplare als unvollkommen albinotische bezeichnen.

Als ähnliche Defektrassen sind wohl auch die bänderlosen Varietäten von *Helix*-Arten aufzufassen, die ebenfalls bei Kreuzungen den Mendel'schen Regeln zu folgen scheinen. Jedenfalls ist die Dominanz der Bänderlosigkeit erwiesen. Den einen von Lang (1904) beobachteten Fall von *Helix nemoralis* × *hortensis* habe ich schon oben bei Gelegenheit der Artkreuzungen erwähnt. Aber auch bei Experimenten innerhalb der Art bewährt sich die Prävalenzregel. So erhielt Lang bei Paarung von bänderlosen und fünfbänderigen *H. hortensis* ausschließlich einfarbige Junge. Ein ganz ähnliches Resultat erzielte Hartwig (1888 und 1889) in zwei Fällen durch Kreuzung von einbänderigen gelben *H. nemoralis* mit einfarbig rotbraun gefärbten Stücken. Auch hier dominierte die Bänderlosigkeit. Interessant sind diese Versuche noch deswegen, weil in dem einen Fall die Jungen gelb, im anderen rotbraun ausfielen. Auch jede von den Grundfarben scheint sich als dominierend, respektive rezessiv verhalten zu können. Wir haben es hier also vielleicht mit zwei Mendel'schen Merkmalspaaren zu tun. Über das Auffallende, das hier die Bänderlosigkeit, also sicher das phylogenetisch jüngere Merkmal dominiert, habe ich oben schon gesprochen.

Von Mendel'schen Färbungsvarietäten sind namentlich noch die von Bateson (1902) mitgeteilten Hühnerrassen zu erwähnen, obwohl manche von ihnen sich nicht streng nach der Regel richten.

Neben der Färbung hat noch eine andere eigentümliche Modifikation des Pelzes von Säugetieren Material für zahlreiche, die Mendel'schen Regeln betätigende, Experimente geliefert — der bereits mehrfach genannte Angoracharakter. Er besteht in besonderer Länge, Feinheit und seidigem Glanz der Haare. Zuerst bei Katzen und Ziegen aus Angora beobachtet, galt er lange als geographische Varietät, die durch klimatische Einflüsse — Zusammenwirken von strengen Wintern und heißen Sommern — hervorgerufen sein sollte. Später lernte man ähnliche Rassen auch von anderen Säugetieren in verschiedenen Ländern kennen. Schon Darwin (1868) waren typische Angorakaninchen aus Moskau bekannt. Seitdem ist dieselbe eigentümliche Modifikation des Haarkleides außer bei den genannten Arten noch bei Ratten und Meerschweinchen bekannt geworden. Gewöhnlich tritt sie mit vollständigem oder teilweisem Albinismus vergesellschaftet auf. Und gleich diesem fällt sie auch in den Bereich der Mendel'schen Regel, wie eine ganze Reihe oft erwähnter Versuche an Ratten.

Meerschweinchen und Kaninchen bewiesen haben. Gleich dem Albinismus bildet also der „Angorismus" eine scharf charakterisierte, in verschiedenen Tierarten vorkommende Erscheinung. Von sonstigen, die Form oder Zahl von Organen und Organteilen betreffenden Abänderungen, die sich bei Kreuzung mit der typischen Rasse nach den Mendel'schen Regeln richten, ist aus dem Bereich der Zoologie noch nicht viel bekannt geworden. Hauptsächlich sind hier als die einzig sicher verbürgten Fälle wieder Bateson's (1902) Experimente mit Hühnerrassen zu nennen. So dominiert, wie ich schon früher erwähnte, z. B. ein drei- oder vierlappiger Kamm über den einfach gezackten der gewöhnlichen Landrassen. Auch über Bateson's Experimente mit fünfzehigen Dorkinghühnern, deren abnorme Zehenzahl sich bald als dominierendes, bald als rezessives Merkmal gegenüber der normalen Vierzehigkeit erwies, habe ich schon berichtet. Zu den auffallendsten und am längsten bekannten Mendel'schen Fällen aus der Säugetierwelt gehören endlich noch die japanischen gefleckten Tanzmäuse, die zuerst von Haacke (1895) und später von mehreren Autoren untersucht wurden. Ihre abnormen Eigenschaften zeigen sich bei Kreuzung mit gewöhnlichen grauen Mäusen als rezessiv und treten in den späteren Generationen getreu der Regel wieder auf. Auch die Tanzmäuse wird man wohl als Defektvarietäten auffassen dürfen. Alle Autoren, Rawitz (1902 a u. b), Alexander und Kreidl (1902 a, b u. c), Cyon (1902) und Kishi (1902) stimmen darin überein, dass bei den eigentümlichen Tieren Abnormitäten und Defekte im Gehörorgan und auch im nervösen Apparat zu konstatieren sind, wenn auch ihre Ansichten über Einzelheiten auseinandergehen. Damit ist das zoologische Material, soweit es mir zugänglich war und ausreichend sicher begründet erschien, erschöpft. Nur von *Homo sapiens* wäre hier noch ein Fall zu registrieren, der durch Darwin (1868) berühmt gewordene „Stachelschweinmensch" Lambert. Seine merkwürdige Anomalie bestand darin, dass seine Haut „dick mit schwieligen Vorsprüngen, die periodisch erneuert wurden", bedeckt war. Hierin glichen ihm seine sämtlichen sechs, mit einer normalen Frau erzeugten Kinder. Von seinen Enkeln zeigte dagegen nur ein Teil den großväterlichen Charakter; und ebenso war es in der dritten und vierten Generation. Hier haben wir also wahrscheinlich einen ganz typischen Mendel'schen Fall, bei dem sowohl Dominanz als Spaltung nachgewiesen ist. Nur waren natürlich die Geburtsziffern lange nicht hoch genug, um die Übereinstimmung der numerischen Verhältnisse mit der Spaltungsregel ebenfalls nachzuweisen.

In der Botanik ist die Zahl der für die Gültigkeit der Regel sprechenden Experimenten aus naheliegenden Gründen viel größer als in der Zoologie. Sie sind in den letzten Jahren so oft im Zusammenhang referiert worden und haben so im Vordergrunde des

Interesses gestanden, dass ich auf die Herzählung der einzelnen Fälle verzichten kann. Die beliebtesten, schon von Mendel selbst namhaft gemachten Beispiele sind wieder Abänderungen in der Färbung. Und zwar sind es auch von Pflanzen gerade die weißblühenden Spielarten, also Albinismen, die am häufigsten als Paradigmata der Regeln aufgeführt werden. Wie in der Tierwelt scheint sich auch an Pflanzen der Albinismus und überhaupt die geringere Pigmentierung durchgängig als rezessiv zu erweisen. Und dasselbe gilt von anderen Merkmalen, die wir ebenfalls unbedingt als defektive Abänderungen auffassen dürfen. Ich erwähne z. B. das Abortieren von Antheren, den Mangel von Behaarung und Bedornung. In anderen Fällen ließ sich das Dominieren des phylogenetisch älteren Merkmals über das jüngere konstatieren, z. B. der geschlitzten Blätter von Brennesseln über ganzrandige. Auch andere Besonderheiten in der Form, selbst in der Blütezeit und Lebensdauer, ferner pathologische Eigenschaften, wie Blütenmissbildungen und bunte Blätter haben sich als echte Mendel'sche Merkmale erwiesen. Nach dieser cursorischen Übersicht über die typischen Mendel'schen Fälle will es fast scheinen, dass es kaum gelingen könnte, sie unter irgendeinen gemeinsamen Gesichtspunkt zu bringen. Und diesen Eindruck haben bis jetzt, wie es scheint, auch die meisten, und gerade die kompetentesten Forscher empfangen. So konstatiert z. B. de Vries im zweiten Bande seiner Mutationstheorie (1903 a) allerdings, dass es im allgemeinen nur Rassenmerkmale sind, die den Mendel'schen Regeln folgen, dass dieses aber lange nicht alle tun, sondern nur ein Teil. „Welcher Teil weiß man aber auch jetzt noch nicht; jede bis dahin aufgestellte Regel erleidet so wichtige Ausnahmen, dass es einleuchtend ist, dass der wirkliche Grund des Unterschiedes noch nicht aufgedeckt wurde." An einer späteren Stelle sucht er dann das Wesen der Mendel'schen Fälle mit Hilfe seiner Auffassung von aktiven und latenten Anlagen, von retrogressiven und degressiven Eigenschaften aufzuklären, ohne jedoch alle Schwierigkeiten überwinden zu können. Correns (1905) hat sich noch im vorigen Jahre dahin ausgesprochen, dass wohl sicher alle Eigenschaften den Regeln folgen können, und dass man nach der sonstigen Natur eines Merkmals nie voraussagen könne, wie es sich einem anderen gegenüber verhalte.

Und doch scheint mir die Lösung des Rätsels so nahe zu liegen, dass es schwer zu fassen ist, wie alle Forscher an ihr vorübergehen konnten. Etwas Gemeinsames haben höchstwahrscheinlich, ja fast sicher, sämtliche Mendel'sche Fälle. Der Albinismus und die anderen hierher gehörigen Abänderungen in der Farbe, die Angorahaarigkeit, die abweichenden Formen der Kämme bei verschiedenen Hühnerrassen, die überzähligen Zehen etc.: alles

dieses sind Formen, die durch keinerlei Übergänge mit den Stammformen verbunden sind. Und sie sind auch nicht durch allmähliche Umbildung entstanden, sondern — in den meisten Fällen nachgewiesenermaßen — durch plötzliche sprungweise Variation. Und dasselbe dürfte von den Beispielen aus dem Pflanzenreich gelten. Hier sind meine Kenntnisse dieser Dinge allerdings nicht ausreichend, um das für all die zahlreichen Fälle im einzelnen nachzuweisen. Wo ich aber nachschlug, überall fand ich, dass die Mendel'sche Rasse plötzlich auf einem Beet oder einem Felde der Stammform in einem oder wenigen Exemplaren gefunden wurde, ohne dass daneben Übergänge zwischen beiden Typen vorhanden gewesen wären. Ja, es gilt ja sogar als Regel für Experimente über Dominanz und Spaltung, dass man zwei Formen auswählen müsse, die erstens für sich rein züchten und zweitens scharf und ohne existierende Übergänge miteinander kontrastieren. Da es aber gute, alte Arten auch nicht sein dürfen, bleiben schon aus diesem Grunde nur plötzlich entstandene Varietäten übrig. Denn die allmählich entstandenen sind natürlich durch Übergänge mit der Stammform verknüpft, sonst würden sie ja als Arten angesprochen werden. Dieses empirisch aus den Tatsachen abgeleitete Ergebnis ließe sich übrigens auch rein per deductionem folgern. Denn allmählich entstandene, noch durch Übergänge mit dem Typus der Art verknüpfte Varietäten müssen bei Kreuzung mit der Stammart ja unbedingt intermediäre Bastarde ergeben, ganz einfach vermöge ihrer eigenen Variabilität und des Hinneigens zum Typus. Also können nur plötzlich entstandene Formen die Erscheinungen der Mendel'schen Regeln zeigen. Das ist aber eine Tatsache von der allergrößten Bedeutung, weil so die scheinbar so merkwürdigen Mendel'schen Fälle aus ihrer Isolierung heraustreten und sich einem großen Komplex von Erscheinungen einordnen lassen, der schon lange bekannt war. Bevor ich aber dazu übergehe, dieses zu tun, will ich noch einmal auf die einzelnen, bei sonst typischen Mendel'schen Kreuzungen beobachteten Ausnahmen zurückkommen. Auch diese hoffe ich jetzt dem Verständnis näher bringen zu können, als es mir bei ihrer ersten Erwähnung möglich war, bevor ich den Zusammenhang der Mendel'schen Erscheinungen mit dem plötzlichen Entstehen von Varietäten nachgewiesen hatte.

Ausnahmen hat es nämlich auch bei Experimenten mit echt Mendel'schen Merkmalspaaren oft genug gegeben, sie sind nur, um die Freude über das schöne Gesetz nicht zu stören, nicht so beachtet worden, wie sie es verdienen. Sowohl die „Prävalenz-, als die Spaltungsregel gilt nicht immer absolut. Unter den Hybriden erster Generation finden sich der Regel zuwider oft einige Individuen mit dem rezessiven Merkmal, wie Bateson (1902) sowohl

an Pflanzen als an Hühnerrassen konstatieren konnte. Ja Ewart (1902) hat bei Kreuzung von einem grauen Kaninchen mit einem weißen Angoramännchen gleich in der ersten Generation weiße und graue Junge in annähernd gleicher Menge erhalten; und Lang (1904) führt ein ähnliches Resultat von seinen Schneckenzuchten an. Ebenso hat die zweite Hybridgeneration trotz genügend großen Versuchsmateriales den Experimentatoren zuweilen nicht die typischen Zahlenverhältnisse von 3:1 ergeben, sondern eine Überzahl dominantmerkmaliger oder rezessivmerkmaliger Bastarde [1]). Da wir es in allen Mendel'schen Fällen höchstwahrscheinlich mit plötzlich entstandenen Varietäten zu tun haben, darf es uns ja nicht wundern, wenn die plötzliche Umänderung sich im Verlauf der Experimente gelegentlich wiederholt, wenn also z. B. unter den Nachkommen eines normalen Tieres und eines Albinos der Albinismus an einigen Exemplaren von neuem auftritt an Stücken, die nach der Regel das dominierende Merkmal tragen sollten. Oder mit anderen Worten, die albinotischen Iden können in den Keimzellen von Tieren aus Stämmen, die überhaupt zur Hervorbringung von Albinismus neigen, auch spontan so zunehmen, dass sie die nicht abgeänderten überwiegen, und so die unbedingte Geltung der Regel stören.

Die Fälle, in denen bereits unter den Hybriden erster Generation gelegentlich rezessivmerkmalige Stücke auftreten, leiten uns hinüber zu solchen, wo regelmäßig die Bastarde in beide elterliche Formen zurückschlagen, und zwar in sehr wechselnden Zahlenverhältnissen. Auch solche sind seit langer Zeit oft genug beschrieben worden. Da speziell die zoologischen Beispiele hierfür nicht so bekannt sind wie die typischen Mendel'schen, so will ich hier die wichtigsten etwas ausführlicher besprechen. Ich beginne mit einigen lepidopterologischen Fällen, die so sorgfältig untersucht sind, dass man sie wohl als klassisch bezeichnen kann, und die in mehr als einer Richtung hochinteressant sind.

(Fortsetzung folgt.)

1) Ergebnisse, die von denen aller anderen Forscher abweichen, hat v. Fischer (1873, 1874) mitgeteilt. Bei überaus zahlreichen Kreuzungen von grauen und weißen Ratten, ferner bei solchen von normal gefärbten Mäusen, Hamstern, Wasserratten und anderen Tieren mit Albinos derselben Art will er ausnahmslos beobachtet haben, dass die Jungen sämtlich dem Vater nachschlugen, ganz einerlei, ob dieser das normal gefärbte Tier war oder der Albino. Dieses Resultat widerspricht so sehr den Erfahrungen aller anderen Forscher, dass wir es wohl auf unkontrolliertes Zuchtmaterial und andere Fehlerquellen werden zurückführen müssen, zumal v. Fischer selbst solche für einige Fälle zugegeben hat.

Über die Beweglichkeit der Ascaris-Spermien.

Von Dr. H. Marcus.

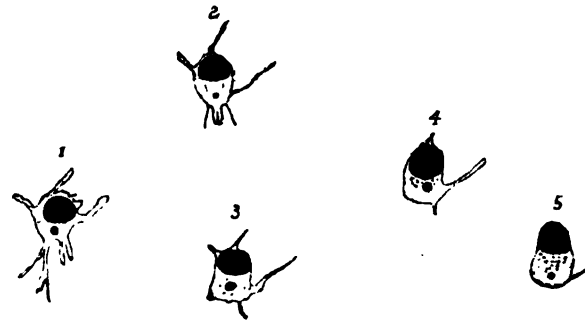
Die Spermatozoen haben ganz allgemein die Aufgabe, die väterliche Erbmasse bei der Befruchtung zu liefern, die Entwickelung des Eies auszulösen und endlich die Vereinigung der Gameten zu bewerkstelligen. Die Teile des Spermatozoons, welche diese letzte Funktion übernehmen, also das Spermium ermöglichen, an und in das Ei zu gelangen, nennt man nach dem Vorgang von Brandes, Waldeyer die „mechanischen". Im Gegensatz zu diesen bezeichnen diese Autoren die Teile, die bei der Befruchtung wesentlich sind, als „genetisch", während ich den Ausdruck „essentiell" vorschlagen möchte, da „genetisch" nicht die Bedeutung hat „für die Genese wichtig", sondern „durch die Genese". —

Wenn wir nun bei grundverschiedenen Spermiengruppen die mechanischen gewissermaßen akzessorischen Teile abstrahieren, könnten wir hoffen, die essentiellen Bestandteile als Rest zu erhalten.

Es wäre daher von besonderer Wichtigkeit, eine Homologisierung durchzuführen der gewöhnlichen mittels Geißeln sich bewegenden „Fadenspermien" mit den „Kugelspermien", wie Waldeyer die ohne Geißel benennt.

Zu dem letzteren Typus gehört das *Ascaris*-Spermium. Trotz der zahlreichen Arbeiten über die Geschlechtsprodukte von *Ascaris* ist die Frage, wie die Kopulation der Ei- und Samenzelle erfolgt, noch nicht völlig geklärt. Die Auffassung, dass die Eier bei der Passage durch die mit Spermien erfüllte Samenblase, wie der enge Abschnitt der Eiröhre vor dem Uterus genannt wurde, die anscheinend bewegungslosen Samenzellen in sich aufnehmen, oder dass die Wandzellen sie in die Eier pressen, kann nicht mehr aufrecht erhalten werden. Schon Ant. Schneider beobachtete bei freilebenden Nematoden amöboide Bewegung an den Spermien. Van Beneden war denn auch überzeugt, dass die Bewegungsfähigkeit den Spermien der parasitären Formen zukäme, wenn er sie auch nicht beobachten konnte, was, wie er mit Recht bemerkt, seinen Grund darin hat, dass *Ascaris megalocephala* einen Warmblüter bewohnt. Bestärkt wurde er in dieser Auffassung durch die wechselreiche Form der abgetöteten Spermien. Freilich war van Beneden im Zweifel, ob das Ei dem Spermium nicht entgegenkomme, indem es aus einer Mikropyle einen Protoplasmapfropf entgegensende. Die Mikropyle sollte eine Unterbrechung der Eimembran sein, also durchaus verschieden von der von Meissner beschriebenen, die von der Ansatzstelle an der Rhachis stammen sollte. Es stellte sich aber heraus, dass eine Mikropyle nicht existiert (Boveri) und der bouchon d'impregnation van Beneden's nur ein Kunstprodukt ist.

Es kommt also als aktiver Teil bei der Kopulation nur das Spermium in Betracht. Die Mehrzahl der Forscher nimmt daher nun eine amöboide Beweglichkeit desselben an und zwar in Übereinstimmung mit van Beneden mit Rücksicht auf die wechselnde oft langgestreckte Form in den Präparaten. Es gelang mir, diese Vermutung direkt zu beweisen. Ich beobachtete nämlich den lebenden Inhalt der Samenblase warm gehaltener *Ascaris lumbricoides* auf dem heizbaren Objekttisch teils in physiologischer Kochsalzlösung, teils im eigenen Tiersaft. Das sich darbietende Bild übertraf meine Erwartungen. Denn ein sehr großer Teil der Spermien zeigte zahlreiche Pseudopodien. Diese waren feine, lange, manchmal verästelte Fäden. Eine Körnchenströmung glaube ich bemerkt zu haben, doch bin ich dieses Befundes nicht ganz sicher. Die Pseudopodien gingen naturgemäß in der Hauptsache von der protoplasmatischen Breit- oder „Kopf"seite aus, doch habe ich Fortsätze auch von dem Saum ausgehen sehen, der den Glanzkörper



umgibt, so dass das Spermium einem Heliozoon ähnelte. Beim Abkühlen des Objekttisches zogen die Spermien die Pseudopodien allmählich wieder ein. Diesen Vorgang erläutert die Figur, die ein und dasselbe Spermium bei der Abkühlung von 38° auf 22° darstellt. Bei erneuter Erwärmung nahm die Pseudopodienbildung wieder zu.

Es scheint mir somit über jeden Zweifel erhaben zu sein, dass die Spermien mittels amöboider Bewegung an die Eier gelangen. Es frägt sich nun, wie sie in dasselbe eindringen. Ich kann diese Frage nicht beantworten, obgleich ich das allmähliche Eindringen des Spermiums beobachten konnte. Die Eier besaßen eine Membran, die wohl durch fermentative Wirkung des Spermiums gelöst wurde, eine Ansicht, die schon Zacharias ausgesprochen hat.

Wie die Polyspermie vermieden wird, konnte ich nicht entscheiden.

Wir sehen also, dass beim *Ascaris*-Spermium das amöboide Protoplasma die Funktion übernimmt, die sonst der Schwanzfaden

und das Akrosom erfüllen. (Das Spitzenstück Scheben's kann als Perforatorium nicht in Betracht kommen, da das Spermium mit der Breitseite eindringt, während dies Gebilde sich an der entgegengesetzten finden soll.) Wir können sie als analoge mechanische Gebilde ansprechen, besonders da sowohl Schwanzfaden und Perforatorium sowie das Protoplasma des *Ascaris*-Spermiums, soweit wir wissen, am Befruchtungsvorgang nicht beteiligt sind und im Ei assimiliert werden, wenn sie, wie meist der Schwanzfaden, überhaupt nicht ins Ei dringen. Dazu stimmt auch, dass bei *Ascaris* kein Idiozom nachweisbar ist, aus dem das Akrosom sich bildet.

Für das *Ascaris*-Spermium charakteristisch ist der Glanzkörper. Er entsteht aus Dotterkugeln, wie ich nachgewiesen zu haben glaube, und wird später im Ei allmählich immer kleiner, bis er völlig verschwindet[1]). Bei der Bildung des Furchungskerns ist er nicht beteiligt (van Beneden, Boveri), wie Scheben angibt. Etwas Analoges zeigen die Mikrogameten der Gregarinen *Stylorhynchus* (Léger), die ebenfalls Dottermaterial dem Ei zuführen. Der Glanzkörper ist somit nach dieser Auffassung ebenfalls von sekundärer Bedeutung.

Die Chromosomen der Spermatide, die sich im Kopf des gewöhnlichen Fadenspermatozoons oder im Kern des *Ascaris*-Spermiums zusammenballen, sind natürlich essentielle Bestandteile. Ob das Centrosom es ebenfalls ist, kann ich nicht mit Bestimmtheit entscheiden, doch glaube ich wahrscheinlich gemacht zu haben, dass das Centrosom der Spermatide innerhalb des Chromatinkerns enthalten ist. Jedenfalls, wenn auch das Centrosom ein konstantes Zellgebilde und ein essentieller Faktor des Spermatozoons ist, so wirkt es doch mehr mechanisch als Auslösung der Entwickelung und ist nach der Ansicht der meisten Forscher von keiner Bedeutung für die Vererbung.

Als letzten Bestandteil des *Ascaris*-Spermiums müssen wir noch die chromatoiden Körner um den Kern erwähnen. Sie entstehen im Protoplasma der Spermatide oder werden dort wenigstens zuerst nachweisbar. Im Ei strahlen sie radiär aus dem Spermatozoon aus und sind lange deutlich sichtbar, bis sie schließlich im Eiplasma nicht mehr erkennbar sind, so dass ich über ihr weiteres Schicksal nichts mehr aussagen kann. Eine Homologisierung dieser Körner mit den Mitochondrien des Fadenspermatozoon hat wenig Wert, da wir über die Bedeutung dieser Gebilde auch nichts wissen.

Wenn es also möglich sein dürfte, wie bei Crustaceen und bei *Ascaris*, die Homologisierung der atypischen Spermien mit den Fadenspermien durchzuführen, so kann man doch, glaube ich, diese Kugelspermien nicht von den Fadenspermien ableiten, sondern

1) Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 68, Heft 3.

muss sie als gleichwertige Gruppen auffassen, von denen die Fadenspermien nur die größte Verbreitung besitzen. Ich halte es daher für verfehlt, um auf unseren praktischen Fall zurückzukommen, im *Ascaris*-Spermium nach einem Rudiment eines Schwanzfadens zu suchen.

Die neueren Forschungen auf dem Gebiet der Eiweifschemie und ihre Bedeutung für die Physiologie.

Von Dr. **Franz Samuely**,
Assistent an der med. Klinik Göttingen.

(Schluss.)

Das ideale Ziel der Synthese nnd Verkettung ist natürlich die Darstellung eines Polypeptids, das auch durch Pepsinsalzsäure in einfachere Gliederreihen gespalten wird; dies Ziel, einmal erreicht, bedeutet die Proteinsynthese eines über den Albumosen stehenden Körpers. Die einfachen bis jetzt untersuchten Dipeptide erhielten sich gegen Pepsinwirkung refraktär. Die Versuche werden jetzt auf kompliziertere, mehrgliederige Peptide ausgedehnt. Auch von diesen Unterscheidungen wird die Biologie den Nutzen ziehen, dass es gelingt, „eine schärfere Grenze zwischen Magen und Pankreasverdauung aufzufinden."

Abderhalden hat nun zur weiteren Klassifikation der Polypeptide nach biologischer Wertigkeit und in Ergänzuug der Synthesenstudien einen zweiten Weg eingeschlagen: nämlich die Einverleibung solcher Polypeptide in den Tierkörper und das Studium ihres Verhaltens. Diese Versuche sind in den ersten Anfängen, ihre Deutung daher noch nicht endgültig. Es ergab sich dabei, dass Polypeptide, auch solche, die in vitro durch Pankreas nicht gespalten werden, in vivo-per os oder subcutan gegeben, einer Spaltung unterliegen. Das Kriterium dieses Vorganges liegt in der Fähigkeit der Peptide, wie die freien Aminosäuren in Harnstoff überzugehen. Abderhalden hat mit Bergell[1]) gezeigt, dass Glyzyl-Glyzin über das Glykokoll abgebaut wird (Kaninchenversuch), dass sich Dialanylzystin und Dileuzylzystin im Organismus nicht anders verhalten, als freies Zystin [E. Abderhalden und F. Samuely])[2]). Auch das von Pankreas nicht angreifbare Leuzyl-Leuzin (Abderhalden und F. Samuely)[3]) und Glyzyl-l-Tyrosin (E. Abder-

1) E. Abderhalden und P. Bergell. Der Abbau der Peptide im Organismus. Zeitschr. f. phys. Chem. 39, 9. 1903.

2) E. Abderhalden und F. Samuely. Das Verhalten von Zystin, Dialanylzystin und Dileuzylzystin im Organismus des Hundes. Zeitschr. f. phys. Chem. 46, 187.

3) E. Abderhalden und F. Samuely. Erscheint demnächst. Ibidem. 47

halden und P. Rona)[1]) wurden total oxydiert, der Stickstoff bei subkutaner Einverleibung zum Teil retiniert. Glyzyl-Glyzin, Alanyl-Alanin, Diglyzyl-Glyzin, Alaninanhydrid und Glyzinanhydrid (E. Abderhalden und J. Ternuchi)[2]) riefen alle eine Steigerung des Harnstoffs hervor, dürften also über die freien Aminosäuren oxydiert worden sein. Da einzelne dieser Peptide trypsinresistent sind, sich aber per os oder subkutan nicht verschieden verhielten, so muss die Spaltung des Peptids entweder durch andere Darmfermente (Erepsin nach Cohnheim!) oder durch Zellfermente jenseits des Darmes in den Geweben vollzogen sein. Es ist nicht unmöglich, dass bei weiterer Prüfung auch Peptide gefunden werden, die auch gegen diese Fermenthydrolysen resistent sind und unverändert im Harn wieder erscheinen Solche Versuche wären dann ebenso für die Erklärung noch unbekannter intermediärer Stoffwechselprozesse wie für den Gang der folgerichtigen synthetischen Verknüpfung der Aminosäuren gleich wichtig.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass die Peptidbindungsform, d. h. die Säureamidbindung im Eiweiß primär vertreten ist. Bei der unendlich großen Anzahl der Bausteine aber ist die Vorstellung des Proteinmoleküls als eine einzig große Kette nicht erschöpfend. Andere Bindungsformen sind schon früher direkt oder indirekt nachgewiesen. Fischer hält es für sehr wahrscheinlich, dass auch die Form der beschriebenen Ringkomplexe, der Diketopiperazine primär vertreten ist und die zahlreichen Hydroxyle der wichtigen Oxyaminosäuren und die Aminodikarbonsäuren die Möglichkeit für zahllose Verkettungen durch Anhydrid, Ester und Ätherbindung bieten.

Dass durch diese synthetischen Arbeiten der Biologie eine ganze Zahl neuer Methoden, neuer Fragestellungen und neuer Tatsachen erschlossen ist, ist bereits mehrfach gesagt. Es ist in erster Linie das Verdienst von Abderhalden, durch systematische Studien neue Impulse gegeben zu haben. Zuerst mit Fischer, danach mit einer großen Zahl von Schülern hat Abderhalden nach der Esternethode eine Übersicht über die Zusammensetzung der meisten bekannten Eiweißkörper gegeben, in der Erkenntnis, dass bei der Vielgestaltigkeit der Eiweißarten nicht ihre physikalischen Eigenarten, sondern die Zahl und Menge ihrer letzten Bausteine nach totaler Aufspaltung, eine physiologische Klassifikation ermöglicht.

Das Resultat dieser systematischen Arbeit ist ein Zahlenmaterial von Ausbeuten an Monoaminosäuren aus den verschiedensten Pro-

1) E Abderhalden und P. Rona. Das Verhalten des Glyzyl-l-Tyrosins im Organismus des Hundes bei subkutaner Einführung. Ibidem. 46, 176. 1905.

2) E. Abderhalden und J. Ternuchi. Über den Abbau einiger Peptide und Aminosäuren im Organismus des Hundes. Ibidem. 47, 159. 1906.

teinen. Für den Biologen aber ist die Kenntnis einer auch nur annähernd quantitativen Zusammensetzung deshalb von Wert, weil sie indirekte Schlüsse gestattet über Prozesse, die sich der direkten experimentellen Beobachtung entziehen. Denn erst wenn man Vergleichswerte für die Zusammensetzung der lebenerhaltenden und der lebenführenden (Nahrungseiweiß — Körpereiweiß) Substanzen kennt, sind Schlüsse möglich, über die notwendigen Umwandlungen, die der Organismus vollzieht, um fortzuleben.

Die bis jetzt von der Fischer'schen Schule hydrolisierten Eiweiße sind: das Kasein, Seidenfibroin, Seidenleim, Eieralbumin, Gelatine, Horn, Oxyhämoglobin, Edestin, Serumalbumin, Zein, Salmin, Thymushiston, Elastin, Gliadin, Serumglobulin, Ovomucoid, Eiweiß aus Kiefersamen, Konglutin, Keratin aus Pferdehaaren, aus Gänsefedern, Bence Jones'sches Eiweiß. Von anderen Autoren stammen die Analysen der Eiweißkörper im Kolostrum, der Monoaminosäuren in Keimpflanzen, Eiweiß der Lupinensamen, Nukleoproteid der Leber.

An der Mehrzahl war bereits eine Bestimmung der Diaminosäuren durchgeführt (Kossel und seine Schüler).

Die Diaminosäuren sind quantitativ bei einer großen Anzahl anderer Proteine, speziell den Protaminen aus den Testikeln verschiedener Fische bestimmt, in denen sie entweder die einzigen oder doch die überwiegenden Glieder sind.

Es ist hier nicht der Ort, eine Übersicht in Zahlen zu geben. Vergleiche hierzu die übersichtliche Tabelle in Cohnheim, Chemie der Eiweißkörper, 1904, II. Auflage, S. 42ff.

Über die Einschränkung, die dem Begriff „quantitativ" bei den dort angeführten Zahlen zu erteilen ist, ist bereits gesprochen worden. Quantitativ ist bis heute noch kein Protein aufgespalten. Der Theorie am nächsten stehen die Ausbeuten des Globin mit 72%, Fibroin mit 73% und 2 Protaminen mit 84%. Auch die Schwierigkeit, ein reines Ausgangsmaterial zu erhalten, schmälert den Wert der Ausbeutezahlen. Selbst die Kristallisationsfähigkeit des Proteins ist kein Bürge für absolute Einheitlichkeit. So fand Abderhalden nach einmaligem Umkristallisieren im Globin 0,62% Glykokoll, während es nach zweimaligem Kristallisieren Glykokollfrei war. Bedeutungsvoll aber bleiben die Zahlen als Vergleichswerte.

Das wesentliche Resultat dieser Untersuchungen ist das, dass alle untersuchten Proteine, ob animalischer oder pflanzlicher Herkunft, qualitativ mit geringen Ausnahmen gleich zusammengesetzt sind. Mit Ausnahme des Glykokoll in 3 Fällen, finden wir sämtliche früher angeführten Aminosäuren im Eiweißmolekül vertreten. In der quantitativen Verteilung dieser Säuren aber begegnen wir den erheblichsten Differenzen. Abderhalden macht nun mit Recht

darauf aufmerksam, dass die qualitative Konstanz nach unseren bisherigen Kenntnissen nicht ausschließt, „dass nicht doch für ein bestimmtes Protein auch ein bestimmtes, bis jetzt unbekanntes Spaltungsprodukt existiert", da ja alle Bausteine noch nicht aufgefunden sind. Die quantitative Zusammensetzung aber darf sicher als eine Funktion der Artgeschlossenheit des Proteins angesehen werden.

Wesentlich ist, dass wir das Glykokoll in einzelnen Proteinen, z. B. dem Kasein, dem Serumalbumin und dem Globin vermissen.

Als Illustration der quantitativ verschiedenen Zusammensetzung seien hier Beispiele angeführt.

	Kasein (Kuh)	Leim	Horn	Serum-albumin	Gliadin (Pferd)
Glykokoll	0.—	16.5	0.34	0.—	0.68
Alanin	0.9	0.8	1.20	2.68	2.66
Leuzin	10.5	2.1	18.30	20.48	6.0
α-Pyrrolidinkarbonsäure	3.1	5.2	3.6	3.04	2.4
Phenylalanin	3.2	0.4	3.0	3.08	2.6
Glutaminsäure	10.7	0.88	3.0	1.52	27.6
Asparaginsäure	1.2	0.56	2.50	3.12	—
Zystin	0.06	—		2.53	—
Aminovaleriansäure	1.0	—		—	—
Serin	0.23	—	5.70	0.6	—
Tyrosin	4.5	—	0.68	2.1	—
Oxy-Pyrrolidinkarbonsäure	0.25	3.0		—	—
Lysin	5.8	2.75[2]		—	—
Arginin	4.84	7.62	2.25[3]	—	—
Histidin u. s. f.	2.59	0.40		—	—

Die Tabelle ist zum Teil der Arbeit von E. Abderhalden entnommen (Abbau und Aufbau der Eiweißkörper im tierischen Organismus. Zeitschr. f. phys. Chem. 44, 17. 1905), die dem Referat über diese Fragen wesentlich zugrunde liegt.

Man sieht aus der Tabelle die ganz erheblichen quantitativen Unterschiede, die besonders für das Glykokoll, das Leuzin und die Glutaminsäure eklatant sind. Im Globin fand Abderhalden sogar 30% im Serumalbumin, 20% Leuzin. Was die Zusammensetzung speziell der Körpereiweiße betrifft, so hat zuerst Kraus[1]) auf Basis von Hydrolysen von normalen und phloridzinvergifteten, d. h. diabetischen Tieren die Ansicht ausgesprochen, dass die Körper-Proteine sich in ihrer Zusammensetzung mit dem physiologischen oder pathologischen Bedingungen verändern sollten. Auch Umber[2]) will gezeigt haben, dass man das Körpereiweiß durch Fütterung

1) F. Kraus. Phlorhidzindiabetes und chemische Eigenart. Deutsche Med. Wochenschrift. 1903, Nr. 14.

2) F. Umber. Über Abänderung chemischer Eigenart durch partiellen Eiweißabbau im Körper. Berl. Klin. Wochenschrift. Nr. 39, 1903.

von Benzoesäure, die vom Organismus als Hippursäure (Benzoyl-Glykokoll) ausgeschieden wird, glykokollärmer machen könne.

Demgegenüber hat Abderhalden dargetan, dass z. B. die quantitative Zusammensetzung des Gesamttiereiweißbestandes und speziell das Serumeiweiß im Hunger sich nicht gegen die Norm verändert[1]). Es scheint also, dass der Organismus mit außerordentlicher Zähigkeit an der konstanten Zusammensetzung seines Eiweiß festhält, das gleiche haben Versuche von Abderhalden und Samuely[2]) dargetan, die darauf gerichtet waren, den Organismus zu zwingen, eine Aminosäure in besonders reichlichem Maße anzusetzen. Einem durch Hunger und Aderlässen in großen Eiweißhunger versetzten Pferd, wurde in profuser Weise Gliadin verfüttert, das zu $^1/_3$ aus Glutaminsäure besteht. In dem Serumeiweiß des Tieres konnte nach der Fütterung und in den Höhepunkten der Resorption keine Vermehrung der Glutaminsäure gegen die Norm festgestellt werden.

Bei den Hydrolysen der Körpereiweiße handelt es sich um die Proteine der Stützsubstanzen und die des sogen. „zirkulierenden Eiweiß". Wir besitzen noch keine Methode, die uns die Darstellung eines Organeiweiß, z. B. Lebereiweiß[3]), Lungeneiweiß etc. sicher gestattet. Es wäre sehr wohl möglich, dass die Organeiweiße in sich konstante, untereinander verschieden zusammengesetzte Körper sind. Die biologische Reaktion aber oder das Verhalten bei der Autolyse (Spezifizität des autolytischen Organfermentes für sein bestimmtes Organ. M. Jacoby) genügen nicht zur Entscheidung. Auch die vergleichende Erforschung des Aminosäurengehaltes in Tumor und Krebseiweiß einerseits, Organsubstanz andererseits gestattet nur die Vermutung, dass mit einer veränderten anatomischen Beschaffenheit auch eine chemische Änderung der Zusammensetzung Platz greift. Aus diesem Grund warnt Abderhalden vor einem verfrühten Urteil, einer „Chemie der Organe".

Hand in Hand mit der Säurehydrolyse der Proteine gingen die Untersuchung des fermentativen Abbaus. Diesem gebührt natürlich doppeltes Interesse, denn er entspricht dem physiologischen Vorgang der Verdauung und stellt einen milderen Eingriff dar als die totale Aufsprengung der gewaltsamen Säurehydrolyse.

Bei einem Verdauungsversuch des Kasein mit Trypsin bis zum Verschwinden der Biuretreaktion fanden sich die Mehrzahl der

---

1) E. Abderhalden, P. Bergell und Th. Dorpinghaus. Zeitschr. f. phys. Chem. 41, 153. 1904.

2) E. Abderhalden und F. Samuely. Beitrag zur Frage nach der Assimilation des Nahrungseiweiß im tierischen Organismus. Zeitschr. f. phys. Chem. 46, 193.

3) J. Wohlgemuth. Über das Nukleoproteid der Leber. Ibidem. 42, 519. 1904. 37, 475. 1905. 44, 530. 1905.

bekannten Aminosäuren, nach der Estermethode im Verdauungsgemisch isolierbar. Vermisst wurde dagegen das Phenylalanin und α-Prolin. Fischer und Abderhalden[1]) konnten nun aus dem Verdauungsgemisch einen Körper isolieren, der keine Biuretreaktion mehr gab, also nicht im landläufigen Sinne ein „Pepton" war. Dieser Körper, in annähernder Ausbeute von 15%, erwies sich gegen die weitere Verdauung mit Trypsin durchaus resistent. Dagegen gelang es, ihn durch Kochen mit Säuren weiter abzubauen. Dabei zerfiel derselbe in sämtliche bekannten Monoaminosäuren. Speziell ist es auffallend, dass er das Phenylalanin und das α-Prolin in demselben Mengenverhältnis enthielt, wie das ursprünglich zur Verdauung angesetzte Protein. War das Protein glykokollhaltig, wie das Edestin, Hämoglobin, Serumglobulin, Fibrin, so enthielt der fermentresistente Körper auch das gesamte Glykokoll. So erklärt sich, dass diese 3 Säuren nie frei im Verdauungsgemisch nachweisbar waren. Dieses abiurete Produkt wurde gewonnen bei Pankreasverdauung. Ging aber der Trypsinwirkung eine Pepsinverdauung voran, dann waren direkt auch freies Prolin und Phenylalanin nachweisbar, während die Menge des fermentfesten Körpers abgenommen hatte. Nach dem Verhalten und den Analogien der synthetischen Polypeptide nehmen Fischer und Abderhalden an, dass in diesem Produkt ein Gemisch von verschiedenen natürlichen Polypeptiden vorliegt, deren Trennung und Identifikation noch aussteht.

Einen fermentresistenten Anteil im Proteinmolekül hatte schon Kühne bei seinen Verdauungsversuchen mit Trypsin beobachtet, und darauf seine Einteilung der Anti- und Hemigruppe getroffen. Auch Siegfried[2]) isolierte solche fermentfeste, kristallinische Peptone, das Gluto- und Kaseinokyrin, die bei weiterer Säurespaltung in Lysin, Arginin, Glutaminsäure und Glykokoll zerfielen. Es bleibt abzuwarten, ob das Fischer'sche Polypeptid mit diesem Kyrin identisch ist, oder ob in dem Gemisch das Kyrin als Anteil enthalten ist. Das Polypeptid Fischer's ist auf Diaminosäuren nicht untersucht. Die alte Anschauung einer sogen. Antigruppe aber besteht zu Recht.

Aus diesen Tatsachen aber folgt, dass die Fermentverdauung nicht zu einer totalen Aufsprengung des Eiweißmoleküls führt. Durch Versuche von Abderhalden ist nun weiter dargetan, dass dieses Verdauungspolypeptid kein Laboratoriumsprodukt in vitro

1) E. Fischer und E. Abderhalden. Über die Verdauung einiger Eiweißkörper durch Pankreasfermente. Über die Verdauung des Kaseins durch Pepsinsalzsäure und Pankreasfermente Zeitschr. f. phys. Chem. 39, 81. 40, 215. 1903.

2) M. Siegfried. Zur Kenntnis des Glutokyrnis. Zeitschr. f. phys. Chem. 43, 41, 19. 1904/1905. Über Kaseinskyrin. Ibidem. 43, 44.

ist, sondern dass es in dieser Form und mit gleichen Eigenschaften auch im lebenden Organismus gebildet wird[1]). Bei allen Verdauungsversuchen in vitro ist die Reaktionsdauer eine außerordentlich lange, oft monatelange. Im Organismus aber vollzieht sie sich in wenigen Stunden.

Die Kürze der Frist ist durch mancherlei physikalische Bedingungen erklärlich. Einmal steht der fortschreitenden Aufspaltung eine fortschreitende Resorption gegenüber. Es vollzieht sich also dauernd ein Konzentrationswechsel zugunsten des Reaktionsverlaufs nach der gewünschten Richtung. Gerade die physikalische Chemie hat uns gelehrt, wie sehr die Konzentration, d. h. die Abnahme der Konzentration der entstandenen Reaktionsprodukte bei einer Reaktion — hier Fermentreaktion — die Richtung und die Reaktionsgeschwindigkeit beeinflusst. Die kurze Zeit ist also an und für sich kein Widerspruch gegen die Übertragung der experimentellen Tatsachen auf den Mechanismus im Lebenden.

In der Tat hat nun Abderhalden nachgewiesen, dass es auch im Darmkanal nicht zu einer totalen Aufsprengung des Proteins kommt, sondern auch abiurete, fermentfeste Produkte entstehen. Abderhalden hat sie aus dem Darminhalt von 8—11 Stunden zuvor gefütterten Tiere isoliert und ihre nahe Verwandtschaft mit dem Fischer'schen Polypeptid dargetan.

Somit kommt es auch intra vitam nicht zu einer totalen Aufsprengung des Eiweiß, und das Auftreten freier Aminosäuren im Darminhalt, kann nicht mehr im Sinne des totalen Abbaus nach Kutscher-Seemann[2]) gedeutet werden. Auch dies wurde durch Abderhalden und Reimbold[3]) erwiesen. Diese Autoren haben die vitalen Verhältnisse derart imitiert, dass sie die Trypsinverdauung im Dialysenschlauch vor sich gehen ließen, und das Dialysat in regelmäßigen Zeitabständen auf kristallinische Produkte untersuchten. Dabei ergab sich, dass schon nach 1—2 Tagen das gesamte Tyrosin, Tryptophan und anscheinend auch Zystin aus dem Eiweißmolekül abgespalten wird, zu einer Zeit, da noch reichlich Albumosen und Peptone im alten Sinn (Biuretreaktion!) vorhanden sind. Für das Tyrosin war eine ähnliche leichte Abspaltbarkeit durch Trypsin bereits bei der Darstellung des beschriebenen natürlichen Polypeptids aus Seidenfibrin, Glyzyl-α-Alanin von Fischer und Bergell beobachtet.

Erst später gelangen dann die anderen Aminosäuren zur Ab-

---

1) E. Abderhalden. Aufbau und Abbau des Eiweißkörpers. Zeitschr. f. phys. Chem. 44, 29.

2) Kutscher-Seemann. Zeitschr. f. phys. Chem. 34, 528. 1901. Vgl. 35, 432. 1902.

3) E. Abderhalden und Bela Reimbold Der Abbau des Edestins aus Baumwollsamen durch Pankreassaft. Zeitschrift f. phys. Chem. 46, 159. 1905.

trennung, wie Leuzin, Alanin, Glutaminsäuren etc. Entsprechend dem Bestehen des Verdauungspolypeptids und seiner bekannten Zusammensetzung, wurde auch hier Prolin, Phenylalanin und Glykokoll vermisst. Abderhalden will diese Versuche nicht ganz auf den Lebenden übertragen. Dennoch darf er soviel folgern, dass der Verdauungsprozess in seinem Chemismus nicht wahllos, sondern schrittweise, partiell und selektiv erfolgt, und dass dies Verhalten eben bedingt ist durch die Art, Natur und Reihenfolge der gegenseitigen Aminosäure- und Peptidverknüpfung.

Diese zahlreichen Daten haben nun unserer Anschauung über die Physiologie der Verdauung eine neue Richtung gegeben, die im wesentlichen Abderhalden wiederholt zum Ausdruck gebracht hat[1]). Die großen Unterschiede der quantitativen Zusammensetzung der Nahrungsproteine und Körperproteine erfordern eine weitgehende Transformation im Organismus, damit die ersteren in die letzteren übergehen können. Am illustrativsten führt in dieser Beziehung Abderhalden das Kasein an, aus dem einzig und allein der wachsende Organismus seine so verschieden zusammengesetzten Körpereiweiße aufbaut. Die Vorbereitung zu dieser postulierten Transformation, oder sie selbst, geschieht durch die Verdauung. Diese ist eine conditio sine qua non, damit Nahrungseiweiß zu Körpereiweiß wird. Nahrungseiweiß zirkuliert nie im Blut des Organismus, ebensowenig kann es zu Körpereiweiß werden, wenn es parenteral oder subkutan einverleibt wird. Der Organismus verhält sich einem solchen Protein gegenüber wie einem Gift; zahlreiche Tatsachen der biologischen Methoden beweisen dies (Präzipitine). Ein körperfremdes Protein kann also nur körpereigen, d. h. assimiliert werden, wenn es durch weitgehenden Abbau vorbereitet ist. Es ist keineswegs nur die Aufgabe der Verdauung, kristallinische, diffusible Substanzen aus kolloidalen Körpern zu bilden, sondern die Verdauung ist ein Akt von viel weitgehenderer biologischer Dignität, die ebenso die Erhaltung des Individuums wie die Erhaltung der Art bestimmt[2]). Abderhalden fasst daher diesen Gedankengang mit Recht dahin zusammen, dass er sagt: „Die Assimilation beginnt bereits im Darmkanal." Abderhalden geht in der Deutung der einzelnen bisher festgestellten Prozesse der Verdauung weiter: Nicht nur die der Resorption vorangehende Aufspaltung, sondern auch der Mechanismus dieser Reaktion, der schrittweise Abbau, die Resistenz eines

1) Vgl. E. Abderhalden. Aufbau und Abbau der Eiweißkörper im tierischen Organismus. Ibidem. 44, 17. 1905.

2) E. Abderhalden. Der Artenbegriff und die Artenkonstanz auf biologisch-chemischer Grundlage. Naturwissenschaftl. Rundschau. 19, 44. 1904. — Ders. Die Bedeutung der Verdauung der Eiweißkörper für ihre Assimilation. Centralbl. für Stoffwechsel und Verdauungskrankheiten. 5, 24. 1904.

fermentfesten Polypeptidkerns, die Entstehung anderer Polypeptide, können wichtige Bedingungen für den Haushalt der Zellen und ihre späteren Synthesen sein. Durch den von ihm und Reimbold festgestellten partiellen auswählenden Abbau kann sich die Umwandlung des Proteins zu körpereigenem Eiweiß „in geeigneter Reihenfolge" vollziehen. Auch das resistente Polypeptid, d. h. die Antigruppe kann gewissermaßen der reaktionsfähige Kern sein, an dem sich bei der nachfolgenden Synthese die vorher abgespaltenen freien Aminosäuren in wechselnden Mengen und wechselnder Reihenfolge anlagern. So ließe sich die Konstanz der qualitativen und die Inkonstanz der quantitativen Zusammensetzung verschiedener Proteine erklären.

Für die Bedeutung dieser „Polypeptide" hat Abderhalden mit Rona[1]) einen experimentellen Beweis gegeben. Zunächst hatten die Autoren festgestellt, dass es gelingt, Tiere (Mäuse) mit einem Futter am Leben zu erhalten, das im wesentlichen aus Aminosäuren und Spuren biuretgebender Substanzen besteht (4). Bei einer Prüfung der quantitativen Ausnutzung solcher Nahrungsgemische[2]) zeigte sich nun folgendes: Wird das Tier mit den getrockneten Rückständen eines durch Fermente abgebauten Proteins (Trypsin) gefüttert, so gelingt es, nicht nur das Tier im Stickstoffgleichgewicht zu halten, sondern sogar zu N-Ansatz zu bringen. Wird das Tier unter Zufuhr gleicher Kalorienzahl mit einem durch Säure total hydrolisierten Protein ernährt, so gelingt es nicht einmal, das Stickstoffgleichgewicht zu erzielen. Beide Nahrungsmittel unterscheiden sich nur dadurch, dass im zweiten Fall durch die eingreifende Säurewirkung gewisse Aminosäuren aus peptidartigen Bedingungen gelöst sind, die in dem Verdauungsgemisch (Polypeptid) noch in unbekannter Menge erhalten sind.

Mit allergrößter Wahrscheinlichkeit darf daher im Sinne Abderhalden's den Polypeptiden und den abiureten Substanzen, die bei der Verdauung entstehen, eine funktionelle Bedeutung für die Eiweißsynthese zugeschrieben werden.

In höchst geistreicher Weise hat Abderhalden den Gedanken ausgesponnen, dass diese Peptide auch die Unverdaulichkeit der Gewebe durch ihre Fermente erklären können, indem auch hier, z. B. in den Epithelien des Verdauungstraktus u. s. f., Struktur und

1) E. Abderhalden und P. Rona. Fütterungsversuche mit durch Pankreasin, durch Pepsinsalzsäure und Pankreatin, wie durch säurehydrolisiertem Kasein. Zeitschr. f. phys. Chem. 42, 528. 1904. — Dieselben. Über die Verwertung der Abbauprodukte im tierischen Organismus. Ibidem. 44, 198. 1905.

2) Ähnliche Versuche mit positivem Erfolg waren ausgeführt von O. Löwi. Archiv für experimentelle Pathol. u. Pharmakol. 48, 303. 1902. — J. Henderson und A. L. Dean. Americ. Journal of Physiology. 9, 386. 1903. — Ferner später V. Henriques und C. Hausen. Zeitschr. f. physiol. Chem. 44, 417. 1905. — Mit negativem Erfolg Lesser. Zeitschr. f. Biologie. 45. NF. 27, 497.

Konfigurationsbedingungen vorliegen, die wie bei den synthetischen Polypeptiden eine Einwirkung der Fermente ausschließen. Dass in der Tat in den Organgeweben solche fermentresistente Gruppen vorliegen, konnte er bei Autolyseversuchen zeigen, bei welchen er, wie bei der Verdauung, eine fermentfeste Substanz isolierte. Die Konfiguration dieser Polypeptidgemische (?) bleibt noch abzuwarten.

Zur Konstitutionserklärung der Proteine ist auch der Weg des oxydativen Abbaus eingeschlagen worden, in der Erwartung, durch mehr oder weniger energische Oxydation (Kaliumpermanganat, Bariumsuperoxyd, Wasserstoffsuperoxyd, Kalziumpermanganat) zu einfacheren biuretfreien Produkten zu gelangen, ohne die N-Bindung im Zusammenhang der Elementarkomplexe zu lösen. Man ist dabei (vgl. besonders v. Fürth)[1]) zu jenen noch unaufgeklärten Säurenkörpern gelangt, die den Sammelnamen der Oxyprotsulfosäuren und Peroxyprotsäure tragen, und die bei der hydrolytischen Spaltung noch Aminosäuren und Basen liefern, speziell beim Kochen mit Baryt Oxalsäuregruppen abspalten. Die letzten Endprodukte, und auch diese Vorstufen sind physiologisch von untergeordnetem Interesse, da einer Oxydation im Organismus eine Spaltung vorangehen muss. Wertvoller sind die Oxydationsversuche von Peptiden. Pollak[2]) oxydierte das fermentfeste Glyzyl-Glyzin und erhielt Oxalylaminoessigsäure, d. h. ein sauerstoffreicheres Peptid, das seine NH_2-Gruppe nicht verloren hat. Dieser Körper seinerseits kann leicht über die Oxaminosäure Oxalsäure abspalten. Wenn nun auch ein solcher Oxydationsmodus intra vitam für die Norm nicht angenommen werden kann, so ist er unter pathologischen Bedingungen immerhin möglich. So ließe sich die Ausscheidung der gesteigerten Oxalsäuremenge bei Oxalurie erklären[3]).

Bekanntlich hat Kossel[4]) auf Grund seiner eingehenden Studien jener Eiweißkörper, die in Sperma und Eiern der Fische gefunden werden, eine Klassifikation der Eiweißkörper getroffen. Jene relativ einfach zusammengesetzten Körper, die im wesentlichen oder ausschließlich nur die basischen Diaminosäuren enthalten neben vereinzelten und spärlichen Monoaminosäuren, sind die ein-

---

1) Vgl. hierzu O. v. Fürth. Beiträge zur Kenntnis des oxydativen Abbaus der Eiweißkörper. Beiträge z. chem. Phys. u. Path. VI, 296. — Bondzynski und Zoja. Über Oxydation der Eiweißkörper mit Kaliumpermanganat. Zeitschr. f. phys. Chem. 19, 225. 1894. — Daselbst die ges. Literatur zu dieser Frage.

2) L. Pollak. Über die Oxydationsprodukte des Glyzyl-Glyzin. Beitr. z. chem. Phys. u. Path. VII, 17. 1905.

3) Vgl. hierzu Fr. Kutscher und Schenk. Zeitschr. f. phys. Chem. 43, 337. — S. Seemann. Zeitschr. f. phys. Chem. 44, 229.

4) A. Kossel und H. D. Dakin. Beiträge zum System der einfachsten Eiweißkörper. Zeitschr. f. phys. Chem. 40, 565. 1904. — Ibidem. 41, 407. 1904. 41, 307. — Vgl. auch A. Kossel. Über den gegenwärtigen Stand der Eiweißchemie. Ber. der chem. Gesellsch. 34, 3214. 1901.

fachsten Proteine. Demgemäß und im Einklang mit den Orten ihres physiologischen Vorkommens nennt sie Kossel: Protamine. Aus ihnen entstehen durch Anlagerung von Monoaminosäuren die höheren Proteine. Die Diaminosäuren, die wegen ihrer 6 Kohlenstoffatome Hexonbasen heißen, setzt Kossel in physiologische und chemische Beziehung zu den Kohlehydraten, speziell den Hexosen. Es steht zu erwarten, dass diese bedeutungsvollen Arbeiten aus der Schule Kossel's mit denen E. Fischer's sich auf einem gemeinsamen Punkt treffen werden. Vielleicht ist dieser in den Polypeptiden der Diaminosäuren zu suchen, deren Untersuchung erst begonnen ist. Ein prinzipieller Gegensatz in der Anschauung von einem vorgebildeten Proteinkern, zu den Studien Fischer's existiert nicht.

Was die Beziehung des Eiweiß zu den Kohlehydraten angeht, so sind von mancherlei Seite Kohlehydrate (Hexosen) und Zuckersäuren aus den Eiweißkörpern isoliert worden. Untersucht wurden Serumproteine und Eieralbumin (vgl. hierzu Langstein)[1]). Sicher gestellt ist die Gegenwart dieser Substanzen keineswegs. Abderhalden[2]) konnte solche Substanzen nicht isolieren, und vermutet, dass diese reduzierenden Körper den untersuchten Proteinen nur beigemengt sind: sicher aber ist die Existenz des Glukosamins in den Muzinproteiden bewiesen (Fr. Müller und seine Schule[3]), jener merkwürdigen Säure, die chemisch den Übergang der Aminosäuren zu den Kohlehydraten bildet[4]). Selbst wenn aber solche Kohlehydrate dem Molekül des Proteins angehörten, so genügt ihre Menge keineswegs, um den bekannten Einfluss von Eiweißernährung auf die diabetische Zuckerausscheidung quantitativ zu decken. Auch hierzu müssen die Aminosäuren herangezogen werden (Fr. Müller[5]), Krauß, Löw)[6]). Chemische Überlegungen (E. Fischer und Abderhalden)[7]) stehen dieser Anschauung nicht im Wege. Das Leuzin enthält wie die Glukose 6 Kohlenstoffatome, das Alanin und Serin die Hälfte davon. Die Aminovaleriansäure steht zu den Pentosen, wie das Leuzin zur Hexose. Eine ganz „natürliche Brücke" zwischen

1) L. Langstein. Die Bildung von Kohlehydraten aus Eiweiß. Ergebnisse der Physiologie. 1, 63. 3, 453. — Derselbe. Zeitschr. f. phys. Chem. 42, 171.

2) E. Abderhalden, P. Bergell und Th. Dorpinghaus. Die Kohlehydratgruppe des Serumglobulins, Serumalbumins und des Eieralbumins. Zeitschr. f. phys. Chem. 41, 530. 1906.

3) F. Müller. Zeitschr. f. Biologie. 42, 468. 1901 Zusammengefasste Literatur.

4) Synthese von E. Fischer und H. Leuchs. Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch. 36, 24. 1903.

5) Fr. Müller. l. c. Langstein. l. c.

6) O. Löw. Einige Bemerkungen über die Zuckerbildung aus Proteinen. Beitr. z. chem. Phys. u. Path. 1, 567. 1900.

7) E. Fischer und E. Abderhalden.

Aminosäuren und Kohlehydraten bildet das sehr verbreitete Serin. Die experimentellen physiologischen Daten zu dieser Frage mehren sich. So sah Embden[1]) bei Darreichung von Alanin an diabetische, pankreaslose Hunde, eine Steigerung des Zuckergehaltes. Vgl. auch Mohr[2]), der durch Glykokoll ähnliches erreichte, bei gleichzeitiger Zufuhr von Benzoesäure den Einfluss des Glykokolls aber paralysierte.

Referent ist in der Besprechung dieser Tatsachen ausführlicher geworden, weil er der Ansicht ist, dass manche dieser Fragestellungen sich speziell für die Zoologie und die Biologie der niederen Tiere fruchtbar erweisen können. Gerade von Peptidversuchen bei diesen einfacher zusammengesetzten Organismen dürfte die Wissenschaft viel erwarten. Das gleiche gilt für die Kenntnisse der Eiweißsynthese und des indermediären Stoffwechsels; die außerordentlich komplizierten Verhältnisse und methodischen Schwierigkeiten in der Erforschung dieser Prozesse bedingen das Dunkel in dem die Wissenschaft noch hier steht. Auch hier vermöchte die Biologie der einfacher zusammengesetzten Lebewesen, speziell der Wirbellosen, unter Nutzanwendung der Peptidforschungen, wirksam die Lücken unseres Wissens auszufüllen.

Es ist eine unbeantwortete Frage: was wird aus den resorbierten Aminosäuren. Nach der alten Anschauung (Neumeister)[3]) sollte der synthetische Prozess des Eiweiß sofort wieder in der Darmwand erfolgen, über den Weg der Peptone und Albumosen. Im Blut des gesunden Organismus sind mit bindender Sicherheit Albumosen nie gefunden worden. Embden und Knoop[4]), Langstein[5]), zuletzt v. Bergmann[6]) wollen solche gefunden haben. Abderhalden mit Oppenheimer[7]), ebenso mit Samuely[8]) konnten sie unter Bedingungen, die für ihre hypothetische Gegenwart sehr günstig gewesen waren (vgl. den Fütterungsversuch am Pferd), im Serum nicht finden. Entschieden ist die Frage nicht, so lange die Bestimmungen und Fahndung nur mit Blut gemacht sind, das aus den peripheren Venen stammt. Es ist zu bedenken, dass dieses Blut auf seinem Weg vom Darm bereits das Filter der Leber

1) G. Embden und H. Salomon. Beitr. z. chem. Phys. u. Path. VI. 63. 1905.

2) L. Mohr. Zeitschr. f. klin. Med. 1904. Zeitschr. f. experimentelle Path. u. Therapie. II. 1906. 463 ff.

3) R. Neumeister. Zeitschr. f. Biologie. 26, 57. 1890. Ibidem. 24, 272. 1888.

4) G. Embden und F. Knoop. Beitr. z. chem. Phys. u. Path. III. 120. 1902.

5) L. Langstein. Ibidem. III. 373. 1902.

6) G. v. Bergmann und L. Langstein. Über die Bedeutung des Reststickstoffes des Blutes u. s. w. Ibidem. VI. 27. 1905.

7) E. Abderhalden und Oppenheimer. Zeitschr. f. phys. Chem. 42, 155. 1904.

8) E. Abderhalden und F. Samuely. l. c.

passiert hat und dass dort eine Umwandlung mit den Albumosen vor sich gegangen sein kann. Das gleiche gilt für die Frage: zirkulieren freie Aminosäuren im Blut?[1]). Auch hier kann nur die Untersuchung des Protalvenenblutes oder die langersehnte gute Durchblutungsmethodik des isolierten Darmes berechtigte Einwände beseitigen. Daneben stehen aber andere Schwierigkeiten: Bei den freien Aminosäuren handelt es sich um so große Verdünnungen, die mit jedem Pulsvolum vergrößert werden, dass der negative Ausfall der Prüfung nicht entscheidend ist. Umgekehrt können durch methodische Eingriffe aus den Bluteiweißen Aminosäuren abgespalten werden und zu Täuschungen Anlass geben.

Wenn in der Tat im Darm eine Synthese und Regeneration zu Eiweiß (Löwi[2]), Kutscher und Seemann)[3]) vor sich geht, so ließe sich erwarten, dass eine bestimmte Aminosäure, in besonders reichlicher Menge verfüttert, im Bluteiweiß etwa wiederzufinden sei. Der auf dieses Ziel gerichtete Versuch, durch Fütterung von Gliadin (enthält 33% Glutaminsäure), an ein durch Hunger und Aderlässen an Eiweiß verarmtes Pferd blieb erfolglos. Die Serumproteine blieben in ihrem Gehalt an 2,34% Glutaminsäure konstant (Abderhalden und Samuely). Über die Umwandlungen können wir daher nur das aussagen, dass die Aminosäuren imstande sind, eine gewisse Zeitlang den N-Bedarf des Organismus zu decken, eventuell Eiweiß zu sparen und dass sie in Harnstoff dabei übergehen[4]). Für die Prozesse der Assimilation lassen sich über das Wie nur Vermutungen anstellen. Chemisch betrachtet kann die Verwertung der Aminosäuren in 2 Richtungen erfolgen, wenn wir von einer unmittelbaren Synthese zu Eiweiß absehen.

Einmal kann durch desamidierende Fermente die NH_2-Gruppe abgespalten werden[5]) — Analogien solcher Gewebsprozesse sind für die Überführung von Aminopurinen in Oxypurine durch Schittenhelm festgestellt — der N-freie kohlenstoffreiche Teil verfällt der Oxydation zu CO_2 und H_2O. Quantitativ kann dieser Prozess nicht statthaben, da er kaum die Erklärung zum Ansatz von Eiweiß gibt. Der andere Spaltungsmodus erfolgt derart, dass die Säure in einen N-haltigen Kohlenstoffkomplex und einen N-freien zerfällt. Aus den Versuchen für den Übergang von Aminosäuren in Kohlehydrate liegen hierfür experimentelle Daten vor. Almagia und Embden[6])

1) G. v. Bergmann. Beitr. z. chem. Phys. u. Path. VI. 40. 1905.

2) O. Löwi. Archiv f. experim. Path. u. Pharm. 48, 304.

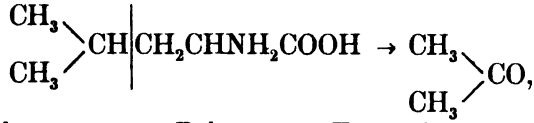
3) Kutscher und Seemann. Zeitschr. f. phys. Chem. 35, 432.

4) Vgl. Abderhalden und Rona. l. c. — S. Salaskin und Kath. Kowalewsky. Ibidem. 42, 410. 1904. — Schulzen und Nencki. Zeitschr. f. Biologie VIII. 124. 1874. — F. Salkowski. Zeitschr. f. phys. Chem. 4, 54 und 100. Ibidem. 42, 207. 1904. — K. Stolte. Beitr. z. chem. Phys. u. Path. V. 1, 2

5) Lang. Über Desamidierung im Tierkörper. Ibidem. V. 321.

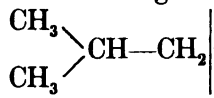
6) Almagia und Embden. Ibidem. VI. 59. 1905. — Vgl. hierzu C.

sahen bei der Durchblutung der Leber mit Leuzin eine jodoformgebende Substanz, deren Entstehen nur nach dem Schema zu erklären ist:



zugleich ein interessanter Beitrag zur Frage der Azetonbildung.

Aber auch die zweite Möglichkeit muss herangezogen werden.



So ließe sich die Entstehung von Glykokoll aus glykokollfreiem Nahrungseiweiß erklären, und die von Wiechowsky[1]) indirekt festgestellte Erscheinung, dass fast der größte Teil des Harnstoffstickstoffs die Glykokollvorstufe durchlaufen haben muss. Auch der Begriff des Stickstoffgleichgewichts, das einzig und allein eine Funktion der Menge zugeführten Eiweißstickstoffes ist, gewinnt so an Verständnis, wenn man sich vorstellt, dass ein konstanter Bruchteil aller Aminosäuren zu Glykokoll wird. Für die übrig bleibenden N-haltigen Anteile aber ist die Möglichkeit neuer Synthesen zu anderen Aminosäuren und Proteinen gegeben. Der Organismus vermöchte so einen Umbau von Aminosäuren vollziehen zum Zweck des spezifischen Eiweißaufbaus.

Die Fütterungsversuche mit Aminosäuren haben auf eine weitere interessante Tatsache aufmerksam gemacht. Verfüttert man z. B. einem Kaninchen (Wohlgemuth) synthetische, d. h. razemische Aminosäuren, so scheidet der Organismus einen Teil der Säure wieder im Harn aus.

Dieser Anteil ist die eine optische Komponente der Razemkörper, die d-Form, indes die natürliche l-Form oxydiert wird. D. h. die Gewebszellen spalten oder oxydieren auch hier assymetrisch, wie es für proteolytische Fermente bereits bei razemischen Peptiden beschrieben ist. Nur der im natürlichen Protein vertretene Anteil ist auch zur Synthese oder Oxydation geeignet.

Allgemein ist dieser Satz nicht gültig. Während die Selektion beim Kaninchen nahezu quantitativ verläuft (Wohlgemuth)[2]), finden sich beim Hunde und Menschen nach Fütterung von Razem-

---

v. Noorden und G. Embden. Centralblatt für die ges. Phys. u. Path. des Stoffwechsels. 1, 2. 1906.

1) W. Wiechowsky. Gesetze der Hippursäuresynthese. Zugleich ein Beitrag zur Frage oder Stellung des Glykokolls im Stoffwechsel. Beitrag. z. chem. Phys. u. Path. VII. 204. 1905.

2) J. Wohlgemuth. Über das Verhalten stereoisomerer Substanzen im tierischen Organismus. II. Inaktive Aminosäuren. Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch. 38, 2064. 1905.

körpern gar keine oder nur geringe Mengen unveränderter l-Aminosäure im Harn[1]). Dieser Widerspruch harrt der Aufklärung. Beim Menschen ist es sogar möglich, dass es sich bei der ganzen Erscheinung um einen alimentären Prozess handelt, um eine Überschwemmung mit Aminosäuren. Denn es bedarf zur Fütterung einer beträchtlichen Menge Razemkörpers (Alanin u. a.) um dann nur kleine Anteile unverändert im Harn wiederzufinden. Auch ist es möglich, dass individuelle Faktoren und solche des jeweiligen Ernährungszustandes mitspielen (R. Hirsch[2]), widersprochen von Plaut-Reese).

Diese Befunde und das Bestreben, den intermediären Stoffwechsel aus seinen Endprodukten indirekt zu ergründen, hat die Aufmerksamkeit wieder auf die N-haltigen Substanzen im Harn gelenkt. Bei einer Bestimmung des Faktors: C : N im normalen Harn zeigte sich ein Defizit von N, verglichen mit dem Faktor C : N, der sich aus der Gesamtheit aller aus dem Harn isolierten N-haltigen bekannten Substanzen berechnen lässt (Pregl)[3]).

Es müssen also im Harn kohlenstoffreiche und N-haltige Substanzen unbekannter Art vorhanden sein. Die Zahl dieser Körper wächst mit der Zahl exakter Beobachtungen. Es können dazu alle jene Körper herangezogen werden, deren Konstitution noch durchaus unklar ist (Oxyproteinsäure[4]), Uroproteinsäure[4]), Uroferrinsäure[4]) etc.

Salkowsky[5]) wies auf indirektem Weg die Existenz eines N-haltigen Kohlehydrats nach. Wesentlich und von allergrößtem Interesse aber ist jener kolloidale, nicht diffundierende Körper, der von Abderhalden und Pregl[6]) auf seine Zusammensetzung studiert wurde — derselbe ergab bei salzsaurer Hydrolyse nicht

---

1) E. Abderhalden und J. Ternuchi. l. c. — E. Abderhalden und F. Samuely. l. c. — M. Plaut und H. Reese. Über das Verhalten im Tierkörper eingeführter Aminosäuren. Beitr. z. chem. Phys. u. Path. VII. 424. 1906. — A. Schittenhelm und A. Katzenstein. Verfütterung von i-Alanin am normalen Hund. Zeitschr. f. experim. Path. u. Therapie. 2, 1. 1905.

2) R. Hirsch. Zum Verhalten der Monoaminosäuren im hungernden Organismus. Ibidem. 1, 141. 1906. — G. Embden. Verhandl. d. 22. Kongresses f. inn. Med. 1905. 304.

3) F. Pregl. Über die Ursachen der hohen Werte des C : N-Quotienten im normalen Harn. Pflüger's Archiv. LXXV. 87. 1899.

4) St. Bondzynsky, St. Dombrowowsky, K. Paneck. Über die Gruppe von Stickstoff und schwefelhaltigen organischen Säuren, welche im normalen Harn enthalten sind. Zeitschr. f. phys. Chemie. 46, 83. 1905. — P. Hari. Über einen neuen stickstoffhaltigen Bestandteil des normalen Harns. Zeitschr. f. phys. Chem. 46, 1. 1905. — Cloetta. Arch. f. experim. Path. u. Pharm. 40, 27. 1897. — Thiele. Zeitschr. f. phys. Chem. 37, 251. 1903.

5) Salkowski. Berl. Klin. Wochenschr. 51, 1581. 1618. 1905.

6) E. Abderhalden und F. Pregl. Über einen im normalen menschlichen Harn vorkommenden, schwer dialysierbaren Eiweißabkömmling. Zeitschr. f. phys. Chem. 46, 19. 1905.

unbeträchtliche Mengen Glykokoll, Alanin, Leuzin, Glutaminsäure Phenylalanin, und wohl auch Asparaginsäure. Es handelt sich danach um einen hochmolekulären Körper, dem die Autoren mit Recht eine polypeptide Struktur zusprechen und der im Stoffwechsel der Oxydation entgeht. Ob er ein regelmäßiges Stoffwechselprodukt ist, ob seine Zusammensetzung und Menge von Nahrung, Hunger, Verdauungsbeeinträchtigung, Kachexie u. s. w. beeinflusst ist, bleibt weiteren Studien vorbehalten.

Der Kernpunkt aller Fragen über indermediären Stoffwechsel ist der: Vollzieht sich der Abbau beim Verbrauch von Eiweiß in derselben Weise, wie es durch die proteolytischen Fermente bei der Verdauung oder die intrazellulären Fermente bei der postmortalen Gewebsautolyse geschieht. Die Pathologie kommt uns bei der Beantwortung dieser Frage zu Hilfe.

Bekanntlich finden sich bei Phosphorvergiftung Aminosäuren im Harn, desgleichen bei sogen. akuter gelber Leberatrophie. Zu den bekannten Säuren Tyrosin und Leuzin fügten Abderhalden mit Bergell[1]) das Glykokoll und mit L. F. Barker[2]) das Phenylalanin, Wohlgemuth[3]) das Alanin hinzu. Auch im Blut waren Aminosäuren gefunden[4]).

Es ist nun nicht erwiesen, ob die Ausscheidung der Aminosäuren darauf beruht, dass durch die Vergiftung das Oxydationsvermögen für Eiweißabbauprodukte herabgesetzt ist, oder ob die Oxydation dem Übermaß der entstehenden Aminosäuren nicht gewachsen ist. Wahrscheinlich ist, dass es sich bei der Lebereinschmelzung um eine im sterilen Gehäuse des Lebenden verlaufende akute Autolyse des vergifteten Lebergewebes handelt, und dass die Aminosäuren deshalb im Harn erscheinen, weil sie, im Blut fortgeführt, gerade der Organeinwirkung entzogen sind, die unter gesunden Verhältnissen für die Oxydation und Umwandlung der vom Darm resorbierten Aminosäuren die größte Rolle spielt.

Wesentlich anders liegen die Verhältnisse bei jenen „Stoffwechsel"störungen, bei denen zugeführte Substanzen ganz oder in Bruchstücken (Kohlehydrate, Aminosäuren und deren Oxydationsprodukte) als pathologische Abnormität des intermediären Stoffwechsels ohne zeitliche Unterbrechung zur Ausscheidung gelangen.

Dahin gehört, der Diabetes, die Zystinurie, die Alkaptonurie und die Gicht. Wenn bei diesen Krankheiten Aminosäuren im

1) E. Abdderhalden und P. Bergell. Über das Auftreten von Monoaminosäuren im Harn von Kaninchen nach Phosphorvergiftung. Zeitschr. f. phys. Chem. 39, 464. 1903

2) E. Abderhalden und L. F. Barker. Nachweis von Aminosäuren im Harn. Ibidem. 42, 524. 1904.

3) F. Wohlgemuth. Zur Kenntnis des Phosphorharns. Ibidem. 44, 74. 1905.

4) C. Neuberg und P. Richter. Deutsch. med. Wochenschr. 30, 499. 1904.

Harn erscheinen, so war zu entscheiden, ob ihre Anwesenheit an sich pathognomonisch ist, oder nur eine Steigerung der in geringer Menge im normalen Zustand vorhandenen Säuren bedeutet.

Dass solche Aminosäuren im Harn vorhanden, wurde indirekt aus den Bestimmungen über die Verteilung des Stickstoffes im Harn geschlossen. Nach Pfaundler, Krüger und Schmidt[1]) wurde die Differenz des Gesamtstickstoffs und Harnstickstoffes im Filtrat des mit Phosphorwolframsäure gefällten Harns, für Aminosäuren in Rechnung gesetzt.

Von Embden[2]) und Neuberg[3]) ist die Gegenwart von freiem Glykokoll und anderen Aminosäuren im normalen Harn direkt bestimmt. Auch G. Forssner[4]) hat Glykokoll, aber nicht regelmäßig gefunden. Spätere Untersucher (Abderhalden und Schittenhelm[5]), Samuely)[6]) bestätigen die Anwesenheit geringer Glykokollmengen, die durch Naphthalinsulfochlorid isoliert wurden. Über die Bedingungen ihres Auftretens und ihrer Mengen steht noch nichts fest. Möglich ist, dass sie durch die Methode der Isolierung erst aus peptidartigen Substanzen abgespalten sind. Für die Gicht, bei der Ignatowsky[7]) Glykokoll gefunden hatte, ist dessen Gegenwart nicht pathognomonisch. Bei Diabetes fand Abderhalden[8]), danach Mohr[9]) im Koma größere Mengen Tyrosin im Harn, desgleichen nach lange dauernder Narkose (Abderhalden). Hier dürfte es sich um Tyrosin handeln, das nicht durch den pathologischen Prozess gebildet ist, sondern infolge der verminderten Oxydationsfähigkeit der erkrankten Gewebe unoxydiert den Körper verlassen konnte. Das gleiche gilt für das Zystin, das im Harn des Zystinurikers ausgeschieden wird. In einem solchen Harn

---

1) Pfaundler, Zeitschr. f. phys. Chem. XVII, 15. H. Krüger und J. Schmidt. Ibidem. XXX, 1, 556.

2) G. Embden und H. Reese. Über die Gewinnung von Aminosäuren aus normalem Harn. Beitr. z. chem. Phys. u. Path. VII. 411. 1905.

3) C. Neuberg und M. Wohlgemuth. Sitzungsber. d. Gesellsch. d. Charitéärzte vom 1. Febr. 1905.

4) G. Forssner. Über Vorkommen von freien Aminosäuren im Harn und deren Nachweis. Zeitschr. f. phys. Chem. 42, 15. 1905.

5) Abderhalden und Schittenhelm. Ibidem. 47, 4.

6) F. Samuely. Zur Frage der Aminosäuren im normalen u. path. Harn Ibidem. 47, 376.

7) Ignatowsky. Über das Vorkommen von Aminosäuren im Harn, vorzugsweise bei Gicht. Ibidem. 42, 388. 1904. — Vgl. auch A. Lipstein. Ausscheidung von Aminosäuren bei Gicht und Leukämie. Beitr. z. chem. Phys. u. Path. VII, 527. 1905.

8) E. Abderhalden. Abbau und Aufbau der Eiweißkörper. l. c. Zeitschr f. phys. Chem. 44, 17. 1905.

9) Mohr. Das zuckerfreie Pankreasdiabetes des Hundes Zeitschr. f. experim. Path. u. Therapie. II. 463, 665. 1906.

wurden von Abderhalden und Schittenhelm[1]) auch Leuzin und Tyrosin und andere Aminosäuren gefunden. Von Neuberg und Löwy[2]) ist das Unvermögen des Zystinurikers, auch per os eingeführte Aminosäuren (Leuzin, Tyrosin) zu verbrennen, behauptet worden. Von anderen (C. Alsberg, O. Folin, Charles E. Simon)[3]) ist diese Erscheinung nicht bestätigt worden. Dieser Widerspruch mag darauf beruhen, dass verschiedene Grade jener verminderten Oxydationsfähigkeit der Zystinurie existieren. Wenn es sich nicht erweist, dass diese Erkrankung auf eine in falsche Bahnen geleitete Abspaltung von Zystin- und Aminosäuregruppen handelt — durch Fütterungsversuche mit Zystinpeptiden strebt Abderhalden jetzt die Entscheidung hierüber an —, so bleibt nur die Vorstellung, dass die Oxydation normal entstehender Produkte gehemmt ist. Wir können danach sagen, dass unter normalen Verhältnissen freies Zystin intermediär im Körper zirkuliert, oder, da seine Ausscheidung im Hunger andauert, von der lebenden Zelle an die Gewebe abgegeben wird.

Bei der Alkaptonurie findet sich im Harn die Homogentisinsäure, die als ein Oxydationsprodukt[4]) der aromatischen Aminosäuren der Proteine, dem Tyrosin und Phenylalanin aufzufassen ist. Wenn auch hier einmal der Einwand einer am falschen Ort einsetzenden Oxydation entkräftet ist, bleibt nur der Schluss, die Homogentisinsäure als ein normales intermediäres Stoffwechselprodukt anzusehen, für dessen Überführung in H_2O und CO_2 die spezifische Fähigkeit verloren gegangen ist.

Ganz spärlich sind unsere Kenntnisse so zahlreicher im Stoffwechsel auftretender, biologisch wichtiger Substanzen und ihrer genetischen Beziehung zu den Nahrungsstoffen. Auch hier vermöchte die Kenntnis einzelner Eiweißspaltprodukte Aufklärung liefern. Einige Beispiele hierfür liegen bereits vor. Nur durch die Konstitutionserklärung des Zystins und seine Überführung in vitro in Taurin (Friedmann) war es möglich, auch die Genese des Taurins aus dem im Protein zugeführten Zystin abzuleiten (V. Bergmann[5]), Wohlgemuth)[6]). Das gleiche gilt für die im Hundeharn vor-

1) E. Abderhalden und A. Schittenhelm. Ausscheidung von Tyrosin und Leuzin in einem Fall von Zystinurie. Zeitschrift für physiologische Chemie. 45, 468. 1905.

2) A. Löwy und C. Neuberg. Über Zystinurie I. 43, 338. 1905.

3) Charles E. Simon. Über Fütterung von Monoaminosäuren bei Zystinurie. Ibidem. 45, 356. 1905.

4) Vgl. das Sammelreferat F. Samuely über Alkaptonurie. Centralbl. f. d. gesamte Phys. u. Path. des Stoffwechsels. 1906.

5) v. Bergmann. Die Überführung von Zystin in Taurin im tierischen Organismus. Beitr. z. chem. Phys. u. Path. 4, 132. 1903.

6) J. Wohlgemuth. Über die Herkunft der schwefelhaltigen Stoffwechselprodukte im tierischen Organismus. Zeitschr. f. phys. Chem. 40, 81. 1903.

kommende Kynurensäure, als deren Muttersubstanz von Ellinger[1]) das Tryptophan festgestellt wurde. Aber gerade an diesem Beispiel wird es klar, wie vorsichtig man in der allgemeinen Beurteilung solcher chemischer Umwandlungen oder Synthesen sein muss, da die Kynurensäure bis jetzt nur im Hundeorganismus gefunden wurde. Ganz dunkel aber sind noch die Wege, auf denen der Organismus den größten Teil des Kohlenstoffs, der dem Körper im Eiweiß zugeführt wird, zu Glykogen verwandelt.

Auch hier wird die Physiologie und Biologie von den Ergebnissen der exakten Chemie Nutzen ziehen, ohne aber auf die mühevolle Kleinarbeit zu verzichten, mit der sie jahrelang und als erste die Fragen der Eiweißchemie angegriffen und der Schwesterwissenschaft geklärt.

Über die Ursachen der Disposition und über Frühsymptome der Raupenkrankheiten[2]).

Von Dr. med. E. Fischer in Zürich.

Die Raupenkrankheiten haben durch zwei für den Menschen sehr wichtige Begebenheiten zuerst die Aufmerksamkeit in nennenswerter Weise auf sich gelenkt: durch die massenhafte, meist durchweg tödlich verlaufende Erkrankung der nützlichen Seidenraupe auf der einen und der forstschädlichen Nonnenraupe auf der anderen Seite.

Im ersteren Falle sah man jeweilen mit Bangen um die köstliche Seidenernte dem Hereinbrechen der verheerenden Krankheit entgegen, im letzteren begrüßte man sie mit Jubel und erleichtertem Aufatmen als den Erretter in der Not.

Man muss sich etwa die ungeheuren Verluste vor Augen halten, um die entsprechende „Stimmung“ der beteiligten Kreise zu begreifen.

So wurde in den sechziger Jahren die Seidenzucht in Europa durch Raupenkrankheiten um etwa die Hälfte reduziert; Italien ward von 1854 an von der Pebrinekrankheit betroffen, die in kurzer Zeit gewaltigen Schaden brachte, so dass schließlich neues Zuchtmaterial aus Asien beschafft werden musste. Frankreich aber, wo 1845 zuerst die Krankheit der Seidenraupen sich zeigte, war innerhalb 5 Jahren um $^3/_4$ seiner Seidenernte gebracht und erlitt bis zum Jahre 1867 den ungeheuren Verlust von nahezu $1^1/_2$ Milliarden Franken, so dass Kommissionen zur Ergründung

1) A. Ellinger. Über die Konstitution der Indolgruppe im Eiweiß und die Quelle der Kynurensäure. Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch. 37, 1801. 1901 — Die Entstehung der Kynurensäure. Zeitschr. f. phys. Chem. 43, 325. 1904.

2) Eingeliefert Mitte April 1906.

der Ursachen und der Abwehrmaßregeln ernannt wurden. Bekanntlich ist es Pasteur auf mikroskopischem Wege gelungen, zu zeigen, dass die sogen. Cornalia'schen Körperchen, das sind die Erreger der Pebrine, von der Raupe, falls sie nicht vor der Verpuppung zugrunde geht, auf Puppe, Falter und Eier und von diesen wieder auf die nächste Raupengeneration übergehen, und dass durch Kontrollierung der Eier dieser gefährlichen Krankheit vorgebeugt werden kann.

In mehr nördlichen Teilen Europas, besonders in Deutschland, hatte die Nonnenraupe wiederholt die Kiefern- und Fichtenwaldungen schwer heimgesucht, sie auf weite Gebiete total entlaubt und damit zum Absterben gebracht. Nachweislich trat schon in den Jahren 1839/40 die Nonnenraupenkalamität in den Staatswaldungen des Reviers Weingarten mit einem Verluste von 500 ha Wald auf und wir besitzen von dem damaligen Forstamte wertvolle Aufzeichnungen, auf die wir noch zu sprechen kommen werden. Das gleiche Gebiet nebst Ochsenhausen wurde von derselben Raupe 1856/57 heimgesucht, wobei 1570 ha Fichtenwald gefällt wurden und 1889/92 wiederholte sich in mehreren Gegenden Deutschlands das gleiche Missgeschick und führte zur Vernichtung großer Waldflächen, auf denen die Bäume infolge Kahlfraßes entweder zum Teil abstarben oder vorher noch geschlagen werden mussten, so dass man das Herbeiwünschen der Raupenkrankheit sehr wohl begreifen kann, denn alle menschlichen Anstrengungen hatten sich von jeher als völlig unzureichend erwiesen. —

Auch bei den Raupenzuchten, wie sie von Schmetterlingssammlern unternommen werden, treten die verschiedenen Krankheiten oft auf und vernichten sie mitunter in kürzester Zeit gänzlich, und es dürfte geeignet erscheinen, hier die verschiedenen Formen, von denen die meisten als Infektionskrankheiten sich dartun, in Kürze anzuführen:

1. Der Darmkatarrh. Es besteht entweder ein Durchfall vom leichtesten bis stärksten Grade, angeblich meistens veranlasst durch zu saftiges, zu junges, oder auch durch Regen, Tau oder künstliches Bespritzen benetztes Futter, oder aber er verläuft ohne Durchfall als leichte Absonderung von Schleim, der als halbtrockener Faden zwei oder mehrere Exkremente miteinander verbindet.

2. Die Muscardine oder Kalksucht. Sie tritt merkwürdigerweise weitaus am meisten an solchen Raupen auf, die stark behaart sind. Namentlich *Arctia caja* L., *hebe* L., *villica* L., *aulica* L. u. a. fallen ihr im Frühjahre oft sehr leicht und sogar massenhaft zum Opfer, als ob der Winter sie dafür empfänglich gemacht hätte. Die Raupe wird durch das Mycelium von *Botrytis bassiana* Bal. durchwuchert, welches das Körperinnere in eine wachsartige Masse verwandelt, die Haut durchbricht, dann frukti-

fiziert und die ganze Raupe unglaublich schnell in eine schimmelige Mumie verwandelt, die sehr steif und brüchig wird. Leider benagen die gesunden Raupen gerne solche abgestorbene, und außerdem verbreiten sich die Sporen leicht in den Räumen, zufolge welch beider Umstände die Seuche oft rapid um sich greift.

3. Die Schwindsucht. Die Raupen bleiben im Wachstum zurück, obgleich sie fressen und in keiner Weise an Darmkatarrh leiden; hellfarbige, z. B. grüne Arten werden durchscheinend und nehmen einen bräunlichen Farbenton an. Später tritt meistens der Tod ein; einige Individuen erholen sich aber auch und ergeben Falter. Ob es sich um eine Infektionskrankheit handelt, ist zwar noch unsicher, wahrscheinlich handelt es sich aber um eine chronisch und milde verlaufende Form der folgenden Krankheit.

4. Die Gelb- oder Fettsucht (Grasserie), die bei den Seidenraupen schon lange bekannt ist. Die Raupe fällt ihr meistens erst nach der letzten Häutung anheim; sie soll stets aufgetrieben oder gedunsen und daher glänzend werden, während das Fettgewebe in Wirklichkeit schwindet; daher die unrichtige Bezeichnung „Fettsucht oder Grasserie". Hellfarbige Raupen werden gelblich oder bräunlich, daher „Gelbsucht". Vielfach, bei der Seidenraupe fast regelmäßig, erfolgt der Tod noch vor der Verpuppung. In dem getrübten Blute, sowie im Verdauungskanale (und in den Exkrementen) sind mikroskopisch kleine glänzende polyedrische Körperchen (als regelmäßige 6-Ecke, seltener als 5- oder 4-Ecke zu sehen) von etwas variabler Größe nachweisbar.

Joh. Bolle entdeckte diese Gebilde zuerst 1873 und erkannte sie im Anschlusse an Untersuchungen der Seidenraupen in Japan (1893) als Sporozoen. Von den Lepidopterologen wurde dieser Mikroorganismus (*Microsporidium polyedricum* Bolle), der übrigens auch in dem Werke von F. Doflein „Die Protozoen" 1901 nicht angeführt ist, so gut wie gar nicht beachtet und die Krankheit offenbar mit einer anderen, wohl zumeist mit der unter 6 genannten Flacherie, aber auch mit der Pebrine verwechselt. — Nach meinen Beobachtungen werden nicht alle Raupen aufgetrieben, obgleich sicher Gelbsucht vorliegt und die polyedrischen Körperchen zahlreich vorhanden sind.

5. Die Pebrine oder Gattina, auch Körperchenkrankheit genannt, ist die am besten, insbesondere von Pasteur, Balbiani, Haberlandt, Verson u. a. erforschte Krankheit, die, wie bereits angeführt, auch unter den Seidenraupen schon kolossale Verheerungen anrichtete. Sie wird erzeugt durch die von E. Cornalia entdeckten und nach ihm benannten Cornalia'schen Körperchen, einem ovalen Mikroorganismus, der anfänglich (1857) von Nägeli als *Nosema bombycis*, von Lebert (1858) als *Panhistophyton ovale* oder *Micrococcus ovatus* zu den Spaltpilzen

gerechnet, in neuerer Zeit aber als *Nosema bombycis* zu den Sporozoen gestellt worden ist.

Die Symptome sind je nach der Raupenart etwas verschieden und fast stets mit einem Darmkatarrh verbunden; außerdem treten bei hellfarbigen Raupen dunkle Flecken auf. Aus dem Darme werden flüssige und halbflüssige Massen entleert, die Raupe sinkt bald zusammen und hängt oft ganz ausgemergelt und welk nur noch an einigen Füßen oder liegt zusammengeschrumpft am Boden und stirbt so nach und nach ab.

6. Die Flacherie oder Schlaffsucht (nicht Schlafsucht) nach dem französischen Worte „flache = schlaff" benannt, weil die tote Raupe nur an einigen Füßen angeklammert schlaff herunterhängt. Sie gilt allgemein als die ansteckendste und gefährlichste und wohl auch verbreitetste Krankheit. Sie ist diejenige Seuche, welche nicht nur die Seidenraupen oft schwer dezimiert, sondern auch den Verwüstungen der Nonnenraupen jeweilen ein Ziel setzt, wo sie als sogen. „Wipfelkrankheit" bekannt und „geschätzt" ist, weil die kranken Raupen die Wipfel besteigen, sich dort zu Haufen zusammendrängen, hierauf rasch verenden und als schlaffe Leichen daran hängen bleiben. Mit dieser Infektionskrankheit werde ich mich hier näher zu befassen haben, weil die folgenden Untersuchungen von ihr ausgingen.

Die Raupen verfallen ihr selten vor der letzten Häutung, meist im ausgewachsenen Zustande, also kurz vor der Verpuppungszeit.

Bemerkenswert ist der höchst akute Verlauf derselben. Die kranke Raupe erscheint dem aufmerksamen Züchter auffallend groß, sie frisst nicht mehr, kriecht vielleicht noch einige Stunden ungeduldig umher, klettert gerne in die Höhe, hält dann oft plötzlich an und gibt in vielen Fällen von diesem Augenblicke an selbst auf Reize kein Zeichen mehr von sich. Es scheint somit zu der bereits bestandenen leichten Lähmung der Hautmuskulatur, derzufolge m. E. die Raupe eben „aufgetrieben" erschien, eine endgültige, fast blitzschnelle Lähmung des gesamten motorischen Apparates hinzugekommen zu sein und die Raupe vernichtet zu haben. Und nun beginnt sofort eine Auflösung des Körpers in des Wortes vollster Bedeutung; die tote Raupe haftet nur noch mit einigen Fußpaaren oder auch bloß mit einem Fuße, der Vorder- oder Hinterleib hängt schlaff herab und je nachdem tropft aus Mund oder After oder beiden zugleich eine dunkle, übelriechende Flüssigkeit, die als höchst infektiöse Masse Futter und Zuchtkasten beschmutzt und die noch gesunden Raupen sehr leicht anzustecken scheint. Die Haut der Raupe ist jetzt unglaublich schwach und reisst bei der leisesten Berührung oder von selbst und der Körper zerfällt in eine dunkelbraune, widerwärtig süßlich riechende Brühe. Ich habe Fälle beobachtet, wo sich dieser ganze jähe Verlauf, von

der anscheinend noch vollen Gesundheit an gerechnet, innerhalb einer halben Stunde vollzog. Es dürfte sich somit in der Flacherie um eine akute Infektionskrankheit par excellence handeln, und es ist nicht so ganz unpassend, wenn sie auch als Raupencholera bezeichnet wurde.

Es darf hier nun nicht unerwähnt bleiben, dass die Grasserie bei einigen Raupenarten, wie ich 1894 bei *Vanessa io* L. feststellen konnte, wo polyedrische Körperchen bestimmt nachgewiesen wurden, sehr ähnliche Symptome zeigt wie die Flacherie, aber auch wie die Pebrine und eben deshalb bisher vielfach für solche angesehen wurde. Auch mikroskopisch dürften Verwechslungen unterlaufen sein, da bei schwacher Vergrößerung die polyedrischen Körperchen als rundliche Cornalia'sche, bei starker dagegen sehr leicht als Kristalle aufgefasst werden können. J. Bolle hat auf mikrochemischem Wege gezeigt, dass es sich trotz der äußeren Ähnlichkeit nicht um Kristalle handelt.

Andererseits darf aber die Flacherie nicht etwa als eine bisher verkannte Form der Gelbsucht angesehen werden, denn sie unterscheidet sich von dieser durch den rapiden Verlauf, den weit stärkeren und unangenehm süßlichen Geruch, durch das Fehlen der polyedrischen Körperchen und die Möglichkeit, die Erreger (Bakterien) auf Nährböden zu züchten, was bei dem *Microsporidium polyedricum* nicht gelingt. Außerdem scheinen auch Mischinfektionen vorzukommen, die das Krankheitsbild entsprechend verändern.

Nunmehr dürfte sich die Frage aufdrängen, wie diese bösartige Krankheit entsteht und welche Ansichten über ihre Ursachen bisher geäußert worden sind.

Nachdem es sich schon bei der Pebrine gezeigt, dass durch Ausschaltung der mit Cornalia'schen Körperchen besetzten Eier die Krankheit vermieden werden kann und nachdem sowohl im Freien wie auch in der künstlichen Zucht die Muscardine und vor allem die Flacherie als höchst kontagiöse Krankheiten sich dargestellt hatten, war man immer mehr zu der Überzeugung gelangt, dass gewisse Mikroorganismen es sein müssen, die das Zerstörungswerk der Flacherie einleiten und vollenden, und dass somit durch Reinlichkeit, Lüftung, sauberes Futter und sorgsame Desinfektion dieser Krankheit vorgebeugt werden könne.

Etwas anders schien es sich bei der Nonnenraupe zu verhalten. Man meinte, dass vor allem ein ungenügendes Quantum Futter und dadurch erzeugte Hungersnot oder Degeneration infolge massenhafter Vermehrung die primäre Ursache sei, d. h. eine Disposition schaffe, denn bei einem Befallenwerden von beispielweise 2000 ha Wald sind pro Nadelbaum 3000—50000 Eier (durchschnittlich aber doch immerhin 13600 Eier) bezw. nahezu soviele Raupen gezählt

worden und der Flug der ausgeschlüpften, vorwiegend weißfarbig erscheinenden Falter glich einem starken Schneegestöber.

Von gewissenhaften Beobachtern wird aber eine solche Degeneration sehr angezweifelt, dem Hunger aber eine bemerkenswerte Beteiligung am Zustandekommen der Krankheit zugeschrieben. Auch ungünstige Witterung, Nässe und Kälte, werden von einigen als disponierende Faktoren genannt, von anderen aber wird darauf hingewiesen, dass besonders die jungen Nonnenraupen, die doch am ehesten im Frühjahre nasskalter Witterung ausgesetzt sind, gegen dergleichen Einflüsse sehr widerstandsfähig sich erwiesen und jedenfalls auch ausgezeichnete Hungerkünstler sind. Des weiteren wird angeführt, dass die Seuche nicht nur in nassen, sondern auch in trockenen Sommern vorzukommen pflegt. Wären Hunger und nasskalte Witterung die Ursachen, so könnte man nicht wohl verstehen, weshalb die jungen Raupen im Frühjahre, wo sie oft lange hungern müssen und von kalter Witterung getroffen werden, nicht schon längst mit Stumpf und Stiel an Flacherie zugrunde gingen.

Maillot, Direktor der Seidenbaustation in Montpellier, führte eine Verunreinigug der Nahrungsblätter mit irgendeiner faulenden Materie als Krankheitserzeuger an und suchte dafür experimentelle Beweise zu erbringen. Aber die Flacherie scheint mir gar nicht auf Fäulnis zu beruhen und auch der widerwärtige Geruch, den die tote Raupe verbreitet, ist kein Fäulnisgeruch und dürfte darum auch nicht von Fäulnisbakterien erzeugt sein; ob es sich demnach um „putride" Infektion handelt, ist noch fraglich. Für die Fälle von massenhaftem Beisammensein, z. B. forstschädlicher Raupen, wird auch die durch den Kahlfraß bedingte Schädigung der nächstjährigen Blattriebe angeführt, wodurch die Raupen geschwächt und für Infektion empfänglich gemacht werden können.

Wenn auch außer diesen angeführten noch andere Momente als prädisponierende bisher namhaft gemacht wurden, so musste man doch die Bakterien als die eigentlichen Erreger und Träger der Flacherie betrachten, und es schien diese Auffassung durch die in neuerer Zeit ausgeführten und positiv ausgefallenen Impfversuche gesunder Nonnenraupen mit Flacheriebazillen ihre Bestätigung gefunden zu haben.

Gleichwohl ist bis jetzt kein Entscheid möglich geworden, ob die Disposition oder die Infektion oder beide zugleich das Ausschlaggebende sind und es konnte eben darum bis zur Gegenwart auch nicht gezeigt werden, wie die Flacherie bei der Zucht sicher zu vermeiden, geschweige denn bei einer bereits erkrankten Raupe etwa gar noch rückgängig zu machen sei. Abgesehen von einer sorgsamen und rationellen Pflege der Raupen zog und zieht man denn auch tatsächlich mit der Desinfektion gegen die Seuche zu

Felde, eben weil sie trotz jener Pflege doch immer wieder vorzukommen pflegt.

Nach eingehender Prüfung der verschiedenen Desinfektionsmethoden, wie sie bei Raupenkrankheiten empfohlen wurden, bin ich indessen selber vor Jahren zu der Überzeugung gelangt, dass sie alle erhebliche Mängel, zum großen Teil eine ganz unzureichende Wirkung, dagegen viele widerwärtige Nebenwirkungen besitzen, und empfahl als für alle Verhältnisse sehr zweckmäßig die Desinfektion mit 4- und mehrprozentiger Lösung von Formalin in Wasser und Weingeist, die mittelst eines Sprayapparates direkt auf die zu desinfizierenden Gegenstände verstäubt wird. Dieses Verfahren ist höchst einfach, billig und sehr wirksam, und die Zuchtgeräte können schon nach wenigen Stunden wieder in Gebrauch genommen werden.

Die Flacherie hatte ich in früheren Jahren bei den zu meinen ausgedehnten Temperaturexperimenten erzogenen vielen Raupen, die hauptsächlich aus den Gattungen *Vanessa* und *Pyrameis* stammten, einige Male beobachten können und hatte mich schließlich, von 1898 an, durch die soeben erwähnte neue Desinfektionsmethode dagegen zu wehren versucht, und dies mit sichtlichem Erfolge, bis im Herbste 1902 einige ganz verspätete Raupen von *Pyrameis cardui* L. (wohl III. Generation) und im Mai 1903 eine kleine Anzahl Raupen von *Vanessa polychloros* L. wider Erwarten und trotz strenger Desinfektion und anscheinend guter Pflege von der Krankheit ergriffen und dahingerafft wurden.

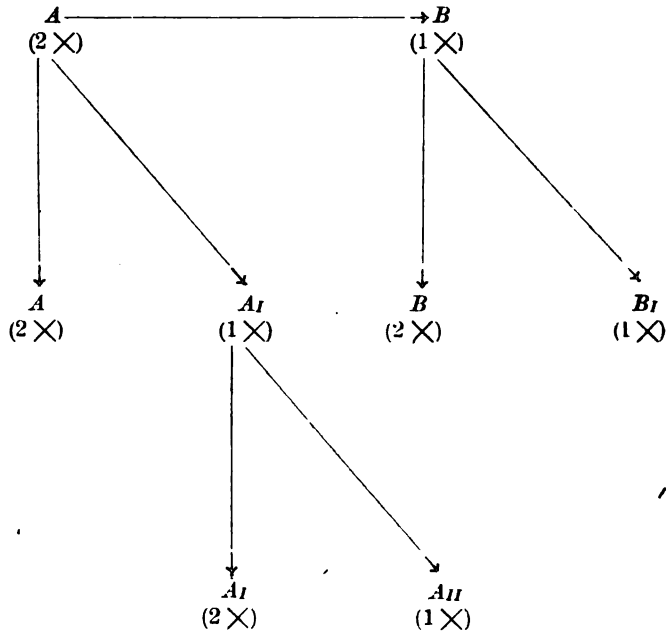
Aber gerade diese *polychloros*-Raupen, die, nebenbei bemerkt, für Flacherie überhaupt sehr empfänglich zu sein scheinen, hatten mich durch ein ganz besonderes Symptom, nämlich durch den eigentümlichen süßlichen Geruch, den sie sogar schon vor dem Absterben verbreiteten, darauf geführt, diesem Symptome näher nachzugehen, weil ich mich bestimmt erinnerte, diesen selben Geruch schon viele Tage vor der ersten sichtbaren Erkrankung in der Nähe der Raupen bemerkt zu haben, ohne dass ich indessen damals hätte feststellen können, wovon er eigentlich ausgegangen; ich war sogar einige Zeit im Zweifel darüber, ob er nicht von den an warmen Tagen trotz Einfrischen doch leicht welk werdenden Blättern der Nährpflanze (Ulme) ausgegangen sei, denn welk gewordenen Ulmenblättern entströmt tatsächlich ein gar nicht unähnlicher Duft. Ein näherer Vergleich zeigte mir indessen, dass ein entschiedener Unterschied besteht, und dass eine allfällige Täuschung oder Ungewissheit nur daher rührte, dass die welkenden Blätter zu ihrem eigenen spezifischen Geruche noch denjenigen der Raupen, die auf ihnen sich aufhielten, angenommen hatten, und dass somit tatsächlich schon viele Tage vor der sichtbaren Erkrankung die Raupen einen, wenn auch nur sehr schwachen,

so doch höchst eigenartigen, sonst an ihnen nicht zu bemerkenden Geruch verbreiteten, der von dem an Flacherie zugrunde gegangener Raupen nur durch weit geringere Stärke und durch das Fehlen eines unangenehmen Nebengeruches sich nennenswert unterschied.

Etwa zu gleicher Zeit mit jenen kranken *polychloros*-Raupen erzog ich eine Anzahl der nur selten (aus dem Osten Europas) erhältlichen Raupen von *Vanessa xanthomelas* Esp. in großen und äußerst gesunden Exemplaren, die mit Weide (*Salix caprea* L.) gefüttert wurden. Eines Morgens bemerkte ich beim Öffnen des ziemlich großen, mit Gatze überspannten Zuchtkastens den mir leider sehr wohl bekannten süßlichen Geruch und glaubte, dass irgendwo eine durch die *polychloros*-Raupen infizierte verendete Raupe sich vorfinden müsse; es ließ sich indessen zu meiner Verwunderung nichts dergleichen, weder eine sichtbar kranke noch eine abgestorbene auffinden. Am nächsten Morgen war der Geruch erheblich stärker und ich wurde beunruhigt, weil nun doch das Schreckgespenst über die kostbaren *xanthomelas*-Raupen zu kommen schien. Die Raupen wurden jetzt mit höchster Sorgfalt behandelt und am dritten Morgen war der Geruch kaum noch zu bemerken, ohne dass ich sagen konnte, warum, und dieser Vorgang des Auftretens und wieder Verschwindens desselben wiederholte sich gleich nachher im Laufe von 4 Tagen nochmals. Es war mir nun schließlich aufgefallen, dass der aufgetretene Geruch jedesmal dann wieder verschwunden, d. h. am Morgen nicht oder doch kaum spurweise wahrzunehmen war, wenn ich den Raupen am Abend vorher nochmals ganz frisches Futter gegeben hatte. Ich hatte dies zunächst bloß deshalb getan, weil an den betreffenden Tagen infolge erheblicher Wärme das Futter gegen Abend etwas welk zu werden schien und von den Raupen nicht mehr so gierig genommen wurde, während ich gerade darauf bedacht war, die Raupen möglichst zum Fressen anzuregen, um dadurch „kräftige", d. h. große Exemplare zu erhalten.

Es wird sonst empfohlen und ist üblich, das Futter jeden zweiten Tag zu erneuern und ich hatte sogar, wie dies bei den Tag und Nacht unablässig fressenden Vanessen nötig ist, jeden Morgen frische große Zweige, deren reichliche Belaubung für 24 Stunden vollkommen ausreichte, eben vom Freien geholt, eingestellt, musste aber konstatieren, dass bis am Abend desselben Tages (also nach 12 Stunden), mehr aber noch am nächsten Morgen mehrere Blätter ihren Turgor erheblich eingebüßt hatten und von den Raupen nicht mehr gerne verzehrt wurden, und eben dieser Umstand veranlasste mich, wie schon bemerkt, an einigen wärmeren Tagen das Futter mindestens zweimal innerhalb 24 Stunden (morgens und abends) zu erneuern, und da es mir bald aufgefallen war, dass jedesmal der eigenartige, ganz an Flacherie erinnernde Geruch

verschwand, so besorgte ich die Erneuerung des Futters in der Folgezeit täglich zweimal und erhielt so außerordentlich kräftige Raupen, von denen nur drei an Schmarotzerlarven zugrunde gingen, keine einzige dagegen an Flacherie oder sonstwie erkrankte, oder den genannten Geruch mehr zeigte. In Wirklichkeit lag nun aber in dieser ganzen sonderbaren Wechselbeziehung zwischen dem häufigen Erneuern des Futters und dem Verschwinden des Geruches ein Geheimnis und zugleich seine Aufdeckung versteckt; ich glaubte annehmen zu dürfen, der Ursache der Disposition zur Flacherie damit auf die Spur gekommen zu sein und hatte nach kurzer Zeit Gelegenheit, mit einer umfangreichen Gesellschaft von *polychloros*-Raupen (die je nach Witterungsverhältnissen etwa von



Mitte Mai bis Mitte Juli zu finden sind), weitergehende Untersuchungen anzustellen. Auch bei diesen, die zunächst einmal täglich Futter erhielten, war der ominöse Geruch, auf den ich jetzt speziell achtete, in schwachem Grade zu bemerken, und ich beschloss, auf dem gefundenen Wege den krankhaften Geruch bei einer Anzahl künstlich zu steigern und eventuell die Flacherie selbst experimentell hervorzurufen und entsprechende Kontrollexperimente gleichzeitig auszuführen. Ich sonderte von der Gesellschaft die Hälfte ab und hatte so 2 Gruppen, *A* und *B* (vgl. Fig.). *A* erhielt täglich zweimal, *B* höchstens einmal (oft noch seltener, aber stets reichlich) frische Ulmenzweige, sonst waren die Behandlung

und alle übrigen Verhältnisse, wie Belichtung, Beschattung etc. für beide gleich

Bei *A* verschwand nun der Geruch bald, bei *B* nahm er dagegen rasch zu; ich teilte nun, wie folgendes Schema zeigt, *A* in 2 Teile *A* und A_I, und ebenso *B* in 2 Teile *B* und B_I, und fütterte *B* wie *A* zweimal täglich, und A_I wie B_I höchstens einmal täglich. Bei *B* ging nun der bereits stark ausgesprochene Geruch auffallend zurück und verschwand gänzlich, bei A_I kam er aber zum Vorscheine und bei B_I steigerte er sich immer mehr und nach ca. 7 Tagen bemerkte ich zu meiner unangenehmen und zugleich angenehmen Überraschung, dass die Flacherie bei der Abteilung B_I auftrat und innerhalb 2 Tagen alle Raupen bis auf 5 vernichtete. Die Gruppe A_I hatte ich nochmals geteilt in A_I und A_{II} und erstere wie *A* und *B* (2 × tägl.), letztere wie bisher A_I (1 × tägl.) mit frischer Nahrung versehen und konnte die auffallende Tatsache konstatieren, dass auch bei A_I der Geruch bald fast gänzlich verschwand (nur 1 Raupe wurde krank und ging zugrunde), bei A_{II} aber ganz dasselbe sich ereignete wie bei B_I, es trat, namentlich nachdem ich einmal die Zweige, die übrigens noch nicht welk waren, erst am dritten Tage erneuerte, Flacherie ein, der die meisten Raupen schnell zum Opfer fielen.

Ich war geradezu erstaunt, wie sich hier die Krankheit resp. die Disposition ganz willkürlich abschwächen oder aber verstärken, wie sie sich ganz nach Belieben rückgängig machen oder aber hervorrufen und sogar exzessiv selbst bis zum Ausbruche der Flacherie mit ihrem tödlichen Ausgange steigern ließ, einzig und allein durch häufigere oder seltenere Darreichung frischen Futters. Der Grad der Disposition resp. der Erkrankung war geradezu direkt proportional dem Alter des Futters, sein Alter gerechnet von der Zeit an, wo es im Freien geholt wurde.

Es ist mir sehr aufgefallen, dass in keiner der vielen Schilderungen der Flacherie auf diesen Geruch der noch lebenden oder gar der anscheinend noch völlig gesunden Raupe hingewiesen ist. In den wenigen, in denen überhaupt ein Geruch erwähnt wird, ist bloß jener ziemlich unangenehme der bereits abgestorbenen und „verfaulten" Raupe gemeint.

Durch die soeben vorgelegten experimentellen Ergebniss ist nun aber der eigentümliche süßliche Geruch als ein äußerst feines Anzeichen der aufgetretenen Disposition oder doch zum mindesten als ein Frühsymptom der kommenden Flacherie erkannt, und es ist damit zugleich die Ursache der Disposition aufgedeckt worden.

Seither verfolgte ich diese Erscheinung weiter und konnte dabei folgende nicht minder beweisende Tatsachen feststellen:

Im Sommer 1904 wurde absichtlich mit 60 Raupen von *Va-*

nessa antiopa L. ein ähnlicher Versuch gemacht, wobei unter der einen, täglich einmal, oft nur alle 2 Tage einmal mit frischen Zweigen versehenen Hälfte sehr bald der mir bekannte Geruch auftrat und schließlich knapp vor der Verpuppung noch 18 Stück an Flacherie fast plötzlich starben, während die andere Hälfte, täglich zweimal gefüttert, ganz gesund blieb und nur an einem einzigen Tage spurweise den Geruch zeigte. —

Ohne es gewollt zu haben, ereignete es sich ferner, dass einige Raupen von *Argynnis paphia* L., die längere Zeit mit in Wasser gestellten Blättern des Gartenveilchens gefüttert worden waren, z. T. der Flacherie erlagen, und dass eine kleine Individuenzahl derselben Raupenart, die ich mit den besser zusagenden Blättern des Waldveilchens, von denen sie sich in der Natur regulärerweise ernährt, versah, ebenfalls flacheriekrank wurde, nachdem ich die Blattstiele in Wasser eingestellt und nur jeden zweiten Tag erneuert hatte, während das bloße Hinlegen der abgerissenen Blätter o h n e Einfrischung weit weniger nachteilig zu wirken schien, obgleich sie natürlich viel eher verwelkten. Ich reichte darum von damals an und seither immer den *paphia*-Raupen mindestens zweimal, öfters sogar drei- bis viermal täglich frische Waldveilchenblätter, ohne sie einzufrischen und habe seither weder Flacherie noch irgendwie Flacheriegeruch mehr beobachtet, und ebenso ist mir, zufolge entsprechender Durchführung der übrigen meist recht umfangreichen Raupenzuchten, auch keine andere Raupe mehr erkrankt. Ich konnte es sogar einmal wagen, mit einer Sendung von auswärts angelangte, stark flacheriekranke *polychloros*-Raupen mit gesunden und sehr fleißig ernährten zusammenzubringen, ohne dass eine Ansteckung erfolgte.

Wenn es mir auch ebenso wünschenswert wie aussichtsvoll erschien, auf dem aufgefundenen Wege nun einmal möglichste Klarheit über die eines irgendwie festen und zuverlässigen Anhaltes entbehrende Flacheriefrage zu gewinnen, so ging ich doch nur mit großem Bedenken an diese Untersuchungen, weil ich befürchten musste, dass durch das künstliche Hervorrufen der Infektionskrankheit auch meine gesamten übrigen, z. T. sehr großen und kostspieligen Raupenzuchten, die zusammen mit den Temperatur- und anderen Experimenten alljährlich vom Mai bis September eine unglaubliche Mühe erfordern, ebenfalls infiziert und vielleicht noch für die nächsten Jahre gefährdet werden könnten. Nachdem aber schon die ersten Versuche zu der Überzeugung geführt hatten, dass hier offenbar nicht die Infektion, sondern die Beschaffenheit der Nahrung das Veranlassende und Wichtigste sei, konnte ich es eben wagen, durch Zusammenbringen von gesunden und flacheriekranken Raupen gewissermaßen die Probe auf die Richtigkeit dieser Auffassung zu machen.

Eine weitere wertvolle Beobachtung hatte ich im Herbste 1905 an Raupen von *Pyrameis cardui* L. zu machen die Gelegenheit. Schon vor Jahren hatte ich bemerkt, dass *cardui*-Raupen im Sommer sowohl als im Herbste, sofern gut entwickelte, frische Disteln nicht stets zu beschaffen waren, den bereits aufgetretenen Geruch fast verloren, wenn ich sie mit Nesseln, die sie ja auch gerne annehmen, zu füttern begann, und ich bezog diese Erscheinung zuerst darauf, dass die Nesseln wegen ihres Gehaltes an Ameisensäure vielleicht bakterizide Eigenschaften entfalten, zumal ich Flacherie und sonstige Krankheiten bei den regelmäßig und stets haufenweise auf Nesseln lebenden Raupen von *Vanessa urticae* L. und *io* L. nur ganz ausnahmsweise zu sehen bekommen hatte. Ich kam aber nachträglich von dieser Auffassung ab und glaubte, mir diese Erscheinung viel besser dadurch erklären zu müssen, dass die abgeschnittenen und eingefrischten Nesseln weniger leicht abnorme chemische Veränderungen erfahren als die Disteln, eine Annahme, die gewiss nicht aus der Luft gegriffen ist, denn bekannt dürfte es sein und ist leicht festzustellen, dass die verschiedenen Pflanzenarten und sogar Spielarten derselben Spezies sich hierin durchaus nicht gleich, sondern verschieden verhalten, wie uns ein folgendes Beispiel noch deutlicher zeigen wird.

Aber auch das Einfrischen der schönsten und gesundesten Disteln führte doch sehr oft zur Ausbildung der Flacherie bei im Herbst gesammelten *cardui*-Raupen; der krankhafte Geruch steigerte sich von Tag zu Tag und schließlich nahmen die meist sehr „vollsaftig" erscheinenden, in Wirklichkeit aber schon z. T. zersetzten Raupen ein Ende mit Schrecken; der Körper zerfloss förmlich wenige Stunden, nachdem die Raupe noch herumgelaufen, in einen dunkelbraunen Brei, der die Geruchsnerven arg beleidigte.

Gestützt auf die bei *polychloros* und *paphia* gemachten Erfahrungen traf ich nun im Herbste 1905 die Abänderung, dass ich die meist ganz niederen, aber stark beblätterten Disteln nahe am Boden abschnitt, sie alsbald, ohne sie in Wasser einzustellen oder irgendwie zu benetzen, auf eine große Glas- oder Porzellanplatte legte, die Raupen dazu brachte und alles mit einer großen Glasglocke überdeckte, um das Verdunsten des in den Blättern enthaltenen Saftwassers und damit ein Verwelken zu vermeiden. Es zeigte sich nun die gewiss überraschende Tatsache, dass selbst sichtlich erkrankte Raupen, sofern sie überhaupt noch fraßen, sich innerhalb 2 Tagen erholten, den Geruch so gut wie ganz verloren und bis zum Falter sich entwickelten, und dass soeben aus dem Freien eingetragene *cardui*-Raupen bei dieser Behandlung überhaupt nicht krank wurden, im Gegenteil vortrefflich gediehen und sehr große lebenskräftige Puppen und Falter ergaben, solange natürlich die im Freien geholten Disteln noch nicht durch Herbst-

frost geschädigt und gelähmt worden waren. Stellte ich aber das Futter vorübergehend wieder ins Wasser, bei sonst ebenso oft besorgter Erneuerung desselben, so trat in kürzester Zeit der Geruch wieder auf, der ganz sicher ein Zeichen höchster Labilität der Gesundheit, weil offenbar der Ausdruck einer Stoffwechselstörung der Raupen ist und bei weiterer Steigerung das kommende Ende erwarten lässt. Wie dieser Geruch zustande kommt, ist noch nicht mit Sicherheit zu sagen, doch scheinen einige Tatsachen dafür zu sprechen, dass er durch im Darme angesiedelte Bakterien erzeugt wird.

Bemerkenswert ist ferner, dass es nicht schädlich zu wirken schien, wenn ich die Distelblätter unter der Glasglocke, ohne sie also mit dem Schnittende ins Wasser gestellt zu haben (!), mit Wasser bespritzte, das die Raupen teils direkt aufsogen, teils beim Fressen mit dem Futter zu sich nahmen. Ich schloss hieraus und aus einer analogen, schon bei *polychloros* gemachten Beobachtung, dass bei in Wasser eingestelltem Futter nicht das infolge des Einfrischens in die Blätter aufgesogene Wasser als solches, nicht der vermehrte Wassergehalt der Blätter an sich, die Ursache der Raupenkrankheit sei, sondern dass durch diesen übermäßig starken Wassergehalt das Plasma der Blätter eine abnorme Beschaffenheit erleide, dass also die Blätter krank werden und erst dann und dadurch die Raupen krank machen. Die abgeschnittenen Pflanzenstengel und Blätter können durch Einstellen derselben in Wasser wohl den Turgor 1—2 Tage und noch viel länger tadellos beibehalten, aber es ist eine Täuschung, zu glauben, dass das auf solche Weise erzielte gute Aussehen zugleich ein Zeichen von Frische und Gesundheit der Zweige und Blätter sei, denn wenn auch die Wasserzufuhr bei fortwährendem Abdunsten aus den Blättern stets und reichlich unterhalten wird, so fehlt eben doch die Zufuhr der übrigen, weit wichtigeren Nährstoffe von der Wurzel her gänzlich. Das Blattplasma erfährt infolge dieses Mangels bei gleichzeitig hohem Wassergehalte Störungen und Veränderungen, die alsdann auch im Körper der sie verzehrenden Raupen offenbar eine Stoffwechselstörung erzeugen. —

Eine letzte hierher gehörende Beobachtung machte ich bei den Raupen von *Charaxes jasius* L., einem nordafrikanischen Tagfalter, der wohl zufolge einer Einwanderung auch im europäischen Küstengebiete des Mittelmeeres, soweit dort die Nährpflanze der Raupe, *Arbutus unedo* L. (Erdbeerbaum) vorkommt, ziemlich häufig zu fliegen scheint. Gerade vor der letzten Häutung stehende Raupen, die ich von der französischen Riviera erhalten hatte, und die durchaus gesund zu sein schienen, zogen sofort meine Aufmerksamkeit dadurch auf sich, dass 2 Exemplare bei durchfallendem Sonnenlichte im vorderen Körperteile nicht die sonst tiefgrüne Färbung

zeigten, sondern in einer Ausdehnung von 1—2 Segmenten (meist 4. u. 5. Segm.) ganz auffallend durchsichtig erschienen, als ob die Raupen dort von innen her ausgehöhlt worden wären[1]). Diesen jedenfalls abnormen Zustand, der auf einem lokalen Schwund des sogen. Fettkörpers beruht, ließ sich noch bei einigen anderen Exemplaren, namentlich wenn ich sie nachts mit einer kleinen elektrischen Taschenlampe durchleuchtete, feststellen und zwar in verschiedenen Abstufungen bis zu kaum wahrnehmbarem Grade. Eine mikroskopische Untersuchung des Blutes und Magen-Darm-Inhaltes, die Herr Prof. Burri dahier in dankenswerter Weise vornahm, ergab das Vorhandensein zahlreicher polyedrischer Körperchen, und müsste es sich demgemäß in der genannten Erkrankung um Gelb- oder Fettsucht (Grasserie) gehandelt haben. Allein die übrigen Symptome der Fettsucht waren nicht zu konstatieren, namentlich fehlte das Aufgetriebenwerden; einige Raupen blieben im Gegenteil nach der letzten Häutung fast immer bei der gleichen Körpergröße, sie waren mager, obgleich sie täglich Futter fraßen, die Durchsichtigkeit dehnte sich weiter nach hinten aus, der grünliche Schimmer derselben verwandelte sich mehr in einen schmutzig hellbräunlichen und die Raupen gingen schließlich zugrunde. Die schwach erkrankten entwickelten sich ziemlich gut und verloren, nachdem die Ernährung nach Möglichkeit verbessert worden war, allmählich die durchscheinenden Flecken und ergaben noch durchaus gesund aussehende Falter, die nur durch etwas geringe Größe auffallen dürften.

Da in den Exkrementen auch solcher Raupen, die das angeführte Symptom deutlich zeigten, Bakterien nur spärlich, darunter einige harmlose Milchsäurebakterien gefunden wurden und auch abgestorbene bei näherer Untersuchung keinen wesentlichen Unterschied hierin aufwiesen, während polyedrische Körperchen stets in Anzahl vorhanden waren, so möchte ich diese Krankheit trotz dem Fehlen der Auftreibung nicht als Schwindsucht bezeichnen, sondern gestützt auf den mikroskopischen Befund als chronisch verlaufende Gelbsucht erklären. In den erwähnten durchscheinenden Körperstellen ist auch für diese Krankheit ein Frühsymptom gefunden worden, das wie der Flacheriegeruch infolge einer qualitativ unzureichenden Ernährung und einer darauffolgenden Infektion mit polyedrischen Körperchen in die Erscheinung tritt.

Dass die *jasius*-Raupen trotz schlechtem Futter nicht auch an Flacherie erkrankten, wie etwa Vanessen-Raupen, ist nicht verwunderlich, denn sie scheinen überhaupt nicht dazu zu neigen, er-

1) Der Körper erwies sich an dieser Stelle auf Fingerdruck außerordentlich nachgiebig und nahm nach Aufhebung des Druckes nicht wie bei einer gesunden Raupe sofort die normale Rundung an; offenbar ein Zeichen des Gewebeschwundes.

kranken aber fast ebenso leicht wie jene, aber an einer anderen Krankheit; ich beobachtete einmal bei einer großen Anzahl auch die Pebrine. Wir sagten übrigens schon früher, dass z. B. die Muscardine nicht wahllos jede Raupenart, sondern vorherrschend stark behaarte befällt, und es bestehen in der Tat erhebliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Arten. Die Nährpflanze *Arbutus unedo* scheint zwar als eine im grünen Zustande überwinternde und an Strapazen angepasste Pflanze von den bisher genannten eine bemerkenswerte Ausnahme zu machen; ihre Zweige und lederartigen Blätter bleiben, in Wasser eingestellt, sogar viele Wochen lang merkwürdig frisch und halten auch bei einer Temperatur von ca. + 15° C. 2 Tage lang ohne Wasser aus, bei höherer Temperatur, namentlich in warmer trockener Zimmerluft, verlieren sie aber bald den Glanz, als Zeichen des Welkens. Durch verschiedene Beobachtungen glaube ich festgestellt zu haben, dass jene Raupen durch ein von Natur aus geringes und zwar wahrscheinlich durch klimatische Einflüsse geschädigtes Futter in Rückstand gebracht und für Gelbsucht empfänglich gemacht wurden. Das Klima der französischen Riviera ist doch mitunter so kühl, dass der Erdbeerbaum und mit ihm die *jasius*-Raupe, die hier die nördlichste noch zulässige Grenze erreicht haben, darunter leiden, weil sie noch nicht genügend an alle dortigen winterlichen Witterungsextreme angepasst sind, wenn auch beide eine Kälte von —6° bis —8° C. angeblich längere Zeit zu ertragen imstande sein sollen. Es werden denn auch die *jasius*-Raupen von der Riviera nie so groß wie die von Süddalmatien. —

Wenn wir nunmehr von den gewonnenen Gesichtspunkten aus die epidemisch und sporadisch vorkommenden Erkrankungen verschiedener Raupenarten an Flacherie betrachten, so werden sie sich in einfacher Weise verstehen lassen. Zunächst ist festgestellt, dass gewisse Arten leicht, andere selten, wieder andere fast gar nicht von Flacherie befallen werden, und es ergibt sich von unserem Standpunkte aus ferner von selbst, dass und warum z. B. bei den Nonnenraupen wohl nie im ersten Fraßjahre, sondern erst im zweiten, häufiger noch später die Flacherie auftritt; die Nahrungspflanzen sind eben in den ersten Jahren durch Verlust der Blätter geschädigt worden und produzieren im zweiten resp. dritten Jahre Blätter (Nadeln), deren Beschaffenheit abnorm ist. An den im Freien stehenden Pflanzen wie an dem eingefrischten Futter spielen sich wohl sehr verwandte, wenn auch wahrscheinlich nicht etwa gleiche Stoffwechselstörungen ab, über die wir erst später einmal genügende Einsicht gewinnen werden. Es muss aber schon hier notwendig auf die chemische Seite dieser Frage hingewiesen werden. Seit 1899 sind über die sogen. Mosaikkrankheit der Tabakblätter chemische Untersuchungen von A. F. Woods, Smith, Löw u. a.

vorgenommen worden, wobei eine vermehrte Anwesenheit von Oxydasen erkannt wurde. Für unsere Fälle, in denen es sich um Erkrankung des abgeschnittenen und künstlich eingefrischten Futters sowohl, als der durch Raupenfraß geschädigten Bäume handelt, sind aber noch mehr die von Miyoshi und besonders von Suzuki in Japan an Maulbeerbäumen gemachten Untersuchungen beachtenswert, da sie ergaben, dass infolge wiederholten Abschneidens der Blätter in der Entwickelungsperiode zunächst eine Wurzelkrankheit als Zeichen einer Ernährungsstörung eintritt und dass als Folge dieser Wurzelerkrankung, die ein Verhungern bedeutet, im nächsten Jahre eine Erkrankung der Blätter (sogen. Schrumpfkrankheit) sich zeigt. Durch eingehende chemische Untersuchungen hat sodann Suzuki den Nachweis erbracht, dass diese erkrankten Blätter meistens sehr reich an Oxydasen und Peroxydasen sind, dass in ihnen eine bedeutende Ansammlung von Stärke (wegen mangelhafter Verzuckerung), eine verlangsamte Wanderung der Stickstoffverbindungen und erhöhte Azidität sich zeigt. (Schluss folgt.)

Mitteilungen aus der Biologischen Station in Lunz (N.-Ö.).

„— — am süßen Wasser zoologische Stationen zu errichten — dann wird es möglich sein, über gar manche „Fragen von allgemeinerer Bedeutung Aufschluss zu erhalten, deren Lösung am Meere durch die unendlich „viel komplizierteren Wechselbeziehungen der so viel „reicheren Tierwelt erschwert oder unmöglich gemacht „wird."

August Weismann 1879.
(Vorwort zu den Daphnoiden-Abhandlungen.)

I. Einleitendes. Charakteristik des Gebiets der Lunzer Seen.
II. Vorbericht zur Faunistik und Floristik der Lunzer Seen.
III. Die neue Biologische Station.

I.

Einleitendes. Charakteristik des Gebietes der Lunzer Seen.

Im folgenden soll mit einer österreichischen alpinen Seenstation bekannt gemacht werden, welche ihre biologischen und hydrographischen Arbeiten im vergangenen Spätsommer begonnen hat und welche nunmehr, nachdem ihre Ausrüstung im wesentlichen vollendet ist, auch fremden Gelehrten ihre Pforten geöffnet hat.

Die neue Forschungsstätte verdankt ihre Entstehung und Erhaltung der Initiative und Opferwilligkeit des Herrn Dr. Karl Kupelwieser sen., des Besitzers der Domäne Seehof-Hirschtal, der durch seinen auch an der Organisation mitbeteiligten Sohn, den Zoologen Dr. H. Kupelwieser (z. Z. Berkeley Cal.), dazu angeregt wurde. Die Organisation des Unternehmens war in die Hände des Unterzeichneten gelegt, der auch die Leitung der Station bis auf weiteres übernommen hat.

Zu dem genannten Besitz gehören die drei Lunzer Seen, welche bisher, nebst den zugehörigen Teichen und Wasserläufen, im Dienst der mit dem Gut verbundenen Fischzuchtanstalt Seehof standen. Die Anstalt, die besonders durch ihre Saiblinge, Seeforellen und Loch-Leven-Forellen in Österreich bekannt geworden ist, bleibt, mit der Biologischen Station vereinigt, bestehen.

Die Seen liegen im oberen Ybbs-Gebiet (Bezirkshauptmannschaft Scheibbs N.-Ö.), im Bereich des Dürrensteinstocks, der dem nördlichen Zuge der Kalkhochalpen angehört. Die Physiognomie der umgebenden großartigen Gebirgslandschaft wird bestimmt durch das Vorherrschen des Dachsteinkalks, dessen bankartige Schichten den Höhen ihr charakteristisches Gepräge geben. Die Schichtenfolge[1]) ist von unten nach oben: Werfener Schiefer und -Sandstein, Gutensteiner und Reiflinger Kalk, Lunzer Sandstein und -Mergel, Opponitzer Kalk, Dachstein-Kalk.

Dem entsprechen die Landschaftskomponenten: den Sandsteinen die sanften Böschungen der Täler (Wiesenboden), den Kalken die schroffen Felswände und die waldtragenden Schutthalden der Höhen. Die Höhen überschreiten die Baumgrenze und bilden ausgedehnte, karstartige Almplateaus mit zahlreichen Dolinen. Die vereinzelten kleinen Wasserbecken der Almböden (die ich im September von dichtester „Wasserblüte" erfüllt fand) sind noch nicht biologisch untersucht.

Der hochalpine Charakter der Landschaft wird auch durch die Häufigkeit der Gemse — am Scheiblingstein sind Rudel von 30—40 Köpfen nichts Seltenes — durch das Auftreten von Alpenhasen, -dohlen und -mauerläufern betont.

Im übrigen wird das Gebiet von Hochwild, weiter unten von Rehwild bewohnt; dazu kommt Auer- und Birkhuhn sowie die übrige Ornis des Bergwaldes. An den Wasserläufen fehlen trotz aller Nachstellungen weder Eisvogel noch Wasseramsel und Fischotter, an den Seen sind verschiedene Taucher und Enten, ferner *Fulica atra* zu Hause oder zur Zugzeit zu Gaste.

Den Seen sieht man an ihrer Umgebung die Entstehung durch glaziale Erosion noch deutlich an. Der Obersee liegt (in 1177 m Höhe am Fuße des Dürrensteins) in einem Kolk, inmitten eines typischen Zirkustals. Von hier aus fällt das enge und dunkle Hirschtal (Seebachtal) in mehreren Erosionsstufen nach dem Untersee (617 m) ab. Von einer der Stufen stürzt der prächtige, 60 m hohe „Ludwigsfall" herab, eine zweite enthält den wohl durch Schutt aufgedämmten, kleinen Mittersee. Das ganze Tal verrät noch durch

1) Vgl. besonders Bittner, Aus der Umgeb. v. Wildalpe in Obersteiermark und Lunz in Nieder-Österreich (Verh. d. k. k. Geol. Reichsanst, Wien 1888). — Nach einem freundlichen Hinweis Dr. Götzinger's (von der Geolog. Reichsanstalt Wien), der auch die übrigen einschlägigen Notizen ergänzte und revidierte.

seinen U-förmigen Querschnitt („Trogform") den einstigen Eisstrom, der von dem eiszeitlichen Firngebiet des Dürrensteins herunterkam. Am Untersee endlich, der vom Ausgang jenes Tales sich in das Voralpengebiet hinüberzieht, fallen an der Südseite und unterhalb des Ausflusses gewölbte Kuppen ins Auge, deren Natur (Rundhöcker oder Endmoränenwälle) noch zu untersuchen ist.

* * *

Diese drei Seen nun, die somit, in einem Talsystem entstanden und von einem „Seebach" durchströmt, genetisch und topographisch eine Einheit bilden, sind dennoch biologisch von außerordentlich verschiedenem Gepräge. Einerseits enthält z. B. der Obersee Gattungen, welche den anderen Seen ganz fehlen (Beispiel: *Polyphemus*), und umgekehrt; andererseits treten dieselben Arten in den verschiedenen Seen in morphologisch und biologisch spezifischen „Varietäten" auf (Beispiel: *Daphnia*, Saibling). Bei einzelnen Gattungen endlich finden wir vikariierende Arten (Beispiel: *Diaptomus gracilis* im Untersee vertritt den *D. denticornis* des Obersees).

Solche Verschiedenheiten, die in der Hydrophysik der drei zusammengehörigen Becken natürlich ihre Wurzel finden, sind das eine Hauptcharakteristikum der Lunzer Station.

Es mag gleich hinzugefügt werden: die andere wertvolle Besonderheit, die den bisherigen Stationen fehlt, ist die Möglichkeit, über die Seen, die zahlreichen Teiche und Wasserläufe für biologische Versuche in großem Stil weitgehend zu verfügen, oder neue Teiche, Zementbecken, Kanäle etc. für Experimentierzwecke herstellen zu lassen.

Diese beiden Gesichtspunkte waren es, welche den Ausbau der Fischzuchtanstalt Seehof zu einer Biologischen Arbeitsstätte besonders wertvoll erscheinen ließen — natürlich unter der Voraussetzung, dass die Arbeitsrichtung und demzufolge die Organisation des Unternehmens ihnen hinreichend Rechnung tragen durften. Die „Lebensaufgaben" der Station mussten so gestellt werden, dass selbst der geringe Umfang der Seen, welcher bei herkömmlicher Betrachtung zunächst Bedenken gegen diese Neugründung erwecken musste, als ein Förderndes unseren Bestrebungen zugute kommen konnte. Das konnte geschehen ohne Vernachlässigung der Aufgaben faunistischer und floristischer Natur, welche für eine Alpenseestation — und als solche wird die Neugründung a priori willkommen sein — zunächst in Betracht kommen. Es wurde deshalb Sorge getragen, diese extensiven Arbeiten mit besonderem Nachdruck in Angriff zu nehmen (vgl. unten S. 479), um nach ihrer vorläufigen Erledigung freie Bahn zu bekommen für die aus dem Obengesagten sich ergebenden Aufgaben kausal-intensiver Art. Diese liegen einerseits auf dem weiten Felde der allgemeinen Hydrobiologie (Abhängigkeitsverhältnisse, Stoffkreislauf und Ver-

wandtes), noch mehr aber auf dem Gebiet der Formbildungs- und Vererbungsphysiologie (Varietäten-, Rassen-, Artbildung; Erblichkeit, Anpassung, Mutation, Bastardierung).

II.

Vorbericht zur Faunistik und Floristik der Lunzer Seen.

Der Untersee,

unweit dessen oberem östlichen Ende die Station gelegen ist, bildet das größte der drei Becken, er ist ca. 1600 m lang und an der breitesten Stelle, 200 m vom Seebacheinfluss, 587 m breit. Sein Boden bildet eine ziemlich gleichmäßige Sohle von durchschnittlich 30, in maximo ca. 34 m Tiefe. Die Ufer, teils von Wald, teils von Wiesenboden eingenommen, fallen ziemlich steil in den See ab, jedoch fast überall unter Bildung eines wechselnd mit *Scirpus*, *Phragmites* und *Potamogeton* bewachsenen Schaars. Der See ist im östlichen Teil am breitesten, hier wird sein dunkler Spiegel vom Scheiblingstein und dem Hetzkogel mit den Seemäuern überragt; nach Westen, dem Ausflusse zu, wird die Umgebung flacher und freundlicher, gleichzeitig verliert der See an Breite.

Während über die Biologie der beiden anderen Seen überhaupt noch nichts bekannt geworden ist, liegt über den Untersee eine Arbeit von 1900 von K. v. Keissler[1]) vor, die allerdings wesentlicher Ergänzungen bedarf. Außerdem haben 1905 Brehm und Zederbauer[2]) in ihren „Beiträgen zur Planktonforschung alpiner Seen" einige kurze Notizen gegeben.

Ufervegetation. Aus der erstgenannten Arbeit, sowie aus brieflichen Mitteilungen, die ich der Freundlichkeit Dr. Stockmayer's (Unterwaltersdorf bei Wien) verdanke, geht hervor, dass bis zum Jahre 1903 der Schaarberg (Abfall) des Untersees überall von üppigen Charawiesen gebildet wurde, die nach dem Ufer zu in der herkömmlichen Reihenfolge von *Potamogeton* (*perfoliatus* und *natans*), *Scirpus*, *Phragmites*, *Carex* abgelöst wurden. Die Charen gingen nach v. Keissler's Angabe sehr weit hinab, so dass sie sogar „den Seegrund dicht — man könnte sagen — wiesenartig" überzogen.

Das ist heute anders geworden. Zwar sind die *Phragmites*-, *Scirpus*-, *Potamogeton*-Gürtel nach wie vor, insbesondere am nordöstlichen Teil des Sees, deutlich, aber das „Characetum" ist großenteils verschwunden und hat einem außerordentlich üppigen Polsterwuchs

1) Verhandl. d. zool. bot. Ges. Wien 1900. Dieser Aufsatz ist, da er die Lunzer Fauna und Flora viel zu dürftig erscheinen lässt, die Ursache des folgenden „Vorberichts", dessen Listen aber natürlich auch nur einen Bruchteil des vorhandenen lebenden Inventars enthalten; es konnte ja bisher nur vom September bis April gesammelt werden.

2) Verhandl. d. zool. bot. Ges. Wien 1905.

von *Elodea canadensis*[1]) Platz gemacht, die den inneren Gürtel des Schaars und den Schaarabfall, soweit das Auge reicht, überkleidet. Die Geschichte dieser Veränderung ließ sich mit Hilfe der Angaben Dr. Stockmayer's genau feststellen. Nach diesen fehlte *Elodea* noch im September 1903 gänzlich in der Uferregion. Dagegen trat sie im September 1902 in einem bestimmten Teich (Plan S. 476, Teich Nr. III) zuerst auf, offenbar durch einen Fischtransport eingeschleppt. Im September 1904 war sie bereits, wie ich mich erinnere, am Ostrande des Sees vorherrschend, und im September 1905 herrschte der jetzige Zustand. Nur noch das nordwestliche und das südöstliche Seeufer, sowie der Ausfluss enthält Chara-Bestände; der Seegrund innerhalb des Schaar-Gürtels ist überall frei von ihnen. Er wird von einem außerordentlich weichen Kalkschlamm bedeckt, dessen einzige Vegetation von Bakterien (und Diatomeen-Schalen) gebildet wird.

Eine sehr charakteristische Vegetationszone — nahe dem Ufer — bilden jetzt die moosartigen, reich mit Kalk inkrustierten Überzüge aller Steine und Holzstücke, die von Oscillatorien (*Inactis;* ferner *Phormidium, Rivularia, Lyngbya* (?), *Nostoc* etc.) gebildet werden. Zwischen den Fäden finden sich natürlich zahllose Diatomeen, Desmidiaceen, Protozoen, Rotatorien etc., ebenso wie in den zahlreichen Schwämmen und Fadenalgenwatten der Uferzone. An manchen Stellen, besonders im Südostwinkel des Sees ist an *Potamogeton-* und *Phragmites*-stengeln das grüne Infusor *Ophrydium* in wallnuss- bis apfelgroßen Gallertkolonien häufig, jede Kolonie ein wahrer Mikrokosmus von Rotatorien, Diatomeen, Desmidiaceen etc. Ferner ist an jenen Pflanzen, insbesondere an verfaulenden Blättern, die merkwürdige *Coleochaete* häufig zu finden.

Weitere charakteristische Organismen der Litoralzone sind u. a.:

Acroperus harpae	Cyclocypris laevis	Notholca striata
Peratacantha truncata	Cypria ophthalmica	Monostyla lunaris (häufig)
Graptoleberis testudinaria		„ spec.?
Chydorus sphaericus	Agrion-Larve	Distyla spec.?
Lynceus costatus (häufig)	Chloeon dipterum-Larve	Brachionus spec.
„ guttatus (häufig)	Caenis-Larve	
Simocephalus vetulus	Chironomus-Larve	Pleurotaenium Ehrenbergii (häufig)
Cyclops affinis	Ceratopogon-Larve	„ sandianum
„ serrulatus		
„ bicolor	Anapus testudo	Hyalothera dissiliens
„ fusca	Salpina mucronata	Desmidium spec.
Canthocamptus staphylinus	„ brevispina	Closterium 2 spec.,

außerdem zahlreiche Protozoen, verschiedene Schnecken und Turbellarien, Nematoden, Oligochäten, Milben.

Das Plankton des Untersees wurde durch v. Keissler

1) Die Polster haben eine Dicke von mehr als Manneshöhe. Besucher der Station seien schon hier darauf aufmerksam gemacht, dass diese bis an den Wasserspiegel heraufreichenden, festen Boden vortäuschenden Dickichte beim Schwimmen gemieden werden sollten.

im September, durch Brehm und Zederbauer im März und Mai, durch die Station vom September 1905 bis April 1906 untersucht. v. Keissler fand 1900 nur: 1 *Dinobryon*, 1 *Peridinium*, 2 Ceratien, 6 Staurastren, 3 Cosmarien; ferner 3 Rotatorien und je 2 Copepoden und Cladoceren. Das Spätsommer- und Herbstplankton zeigte sich aber 1905 qualitativ viel reicher (vgl. die vorläufige Liste S. 469) und quantitativ sehr reich. Schon v. Keissler konstatierte, dass der Untersee, zu dieser Jahreszeit jedenfalls, die bisher untersuchten großen Alpenseen an Planktonmenge übertrifft (den Neuenburger See um das fünffache, den Attersee um das dreifache), während er hinter den norddeutschen Binnenseen darin zurücksteht.

Als Artenzahl des limnetischen Plankton nennt v. Keissler 20 (7 tierische und 13 pflanzliche); dagegen ließen sich in demselben 1905 17 tierische und 27 pflanzliche Spezies nachweisen. Hinzugefügt wurden allein von Rotatorien die Gattungen *Asplanchna* (häufig), *Anapus* (häufig), *Conochilus* (nicht selten), *Triarthra* (nicht selten), *Dinocharis* (vereinzelt), *Rattulus* (selten). Einige davon entstammen offensichtlich der Litoralregion, aus der sie vielleicht, ebenso wie z. B. *Chydorus sphaericus* und *Alonella nana*, infolge der *Elodea*-Invasion ausgewandert sein mögen. Das Nähere bleibt zu untersuchen.

Jedenfalls ist das Spätjahrplankton des Untersees — das Sommerplankton ist noch unbekannt — weniger formenarm, als es zunächst den Anschein hat, wenn es sich auch mit der drängenden Fülle der nordischen Gewässer nicht messen kann. In ihm stellen das Hauptkontingent die Formen: *Bosmina*, *Daphnia*, *Diaptomus*, *Polyarthra*, *Cyclops;* an Pflanzen: *Staurastrum*, *Ceratium*, *Peridinium* und Protococcaceen.

Bereits im November ist das Plankton ein ganz anderes: *Asterionella* tritt auf und gewinnt schnell die Oberhand, die Crustaceen und Staurastren treten zurück, *Polyarthra*, *Ceratium*, *Peridinium* werden relativ häufiger.

Dieses Winterplankton bleibt unter stetem Dominieren von *Asterionella*, die sich zu unglaublichen Mengen entfaltet, bis zum April, wo nach dem Schwinden der Eisdecke eine starke Vermehrung der Cladoceren und Copepoden (*Diaptomus*) einsetzt. Genauere quantitative Angaben werden erst am Platze sein, wenn der Jahreszyklus geschlossen sein wird.

Vorläufige Liste des Unterseeplanktons (Sept. 1905)[1].

Daphnia longispina[2]) (häufig)	Chydorus sphaericus
Bosmina coregoni (häufig)[3])	Alonella nana

1) Bei der Bearbeitung des Materials wurde ich von Herrn Cand. Bernhard (Leipzig) unterstützt. Die Listen und Präparate wurden von Herrn Dr. Brehm

Diaptomus gracilis (häufig)
Cyclops strenuus (häufig)

Anuraea aculeata
„ cochlearis
Polyarthra platyptera (sehr häufig)
Triarthra longiseta (im April viel häufiger)
Rattulus longiseta
„ carinatus
Dinocharis pocillum
Anapus ovalos (häufig)
Asplanchna priodonta (häufig)
Conochilus spec.
Synchaeta (im April sehr häufig)

Dinobryon sertularia
Ceratium hirudinella (häufig)
„ cornutum
Peridinium tabulatum (häufig)
(Arcella vulgaris)

Staurastrum paradoxum (sehr häufig)
„ furcigerum
„ cuspidatum
„ laniatum
„ manfeldtii
„ scuticosum
„ gracile
Xanthidium spec.
Cosmarium botrytis
„ margaritiferum
„ scenedesmum
Pediastrum boryanum
Spirogyren u. a. Fadenalgen
versch. Protococcaceen
Merismopedia elegans
Oscillatoria limosa

Campylodiscus noricus
„ hibernicus

Außerdem fanden sich im Grundschlamm noch nach freundlicher Bestimmung durch Herrn Reichert (Leipzig) folgende Diatomeen:

Amorpha ovalis Kütz.
Cymbella cymbiformis Ehrb.
Cymbella Ehrenbergii Kütz.
Cymbella cuspidata Kütz.
Encyonema ventricosum Kütz.
Stauroneis Phoenicenteron Ehrb.
Navicula elliptica Kütz.
„ menisculus Schum.
„ limosa Kütz.
Pinnularia major Ehr.
„ viridis Kütz.
„ nobilis Ehr.
Neidium Iridis var. firma Ehr.
„ affinis Ehr.

Pleurosigma attenuatum W. Sch. häufig
Gomphonema intricatum var. pumilla Grun.
Achnanthes microcephala Kütz.
Eunotia arcus Ehr.
Synedra danica Kütz.
Tabellaria flocculosa Kütz.
Cacconeis pediculus Ehr.
Nitzschia sigmoidea W. Sm.
Cymatopleura elliptica W. Sm.
„ Solea W. Sm.
Surirella biseriata Bréb.
Cyclotella spec.

Melosira fehlt merkwürdigerweise in den Lunzer Seen.

Der Untersee ist, ebenso wie die zuführenden Gewässer, reich an Fischen. Außer zahllosen Ellritzen, sowie Groppen und Grundeln findet sich ein guter Bestand an Edelfischen (Forelle, Saibling, amerikan. Bachsaibling, Seeforelle). Im See selbst dominiert naturgemäß die Seeforelle, von der über 1 m lange Exemplare erbeutet werden (1 Rogner von 1,05 m befindet sich im Hofmuseum zu Wien).

Von der Forelle sind fast sämtliche eingeführte Varietäten in den zahlreichen Wasserläufen und Teichen vorhanden, insbesondere hat sich die schottische (Loch-Leven-)Forelle ausgezeichnet akkli-

(Elbogen) freundlichst durchgesehen und ergänzt. — 2) In einer der typischen *hyalina* nahestehenden, ziemlich kleinen und kleinäugigen Form. Der kleine Kopf trägt eine (wenig entwickelte) carina continua (Lilljeborg). Saisondimorphismus geringer als bei der Oberseevarietät (vgl. die Figuren); im November ♂♂ und Ephippien. — 3) Im Sinne Burckhardt's (mit Borste am Mucro). Auch die B. zeigen Saison- und Lokalvariationen (Ober- und Untersee).

matisiert. Ferner werden Karpfen, Maränen, Goldorfen kultiviert; weitere Versuche stehen bevor.

Der Mittersee (767 m)

ist ein ca. 400 m langes und 150 m breites Becken, das, von hohem Fichtenwald umgeben, zwischen die steilen Wände des Hirschtals eingebettet ist. Er ist durch den Seebach, ein typisches Forellengewässer, das zwischen reich bewachsenen Felsen rasch herabstürzt, mit dem Untersee verbunden. Von den Nebenbächen interessiert besonders der aus einem unterirdischen Becken entspringende, intermittierende „Lochbach".

Merkwürdig sind die Zuflussverhältnisse des Mittersees. Nur bei Hochwasser nämlich führt ihm das Bett des oberen Seebachs Wasser zu. In gewöhnlichen Zeiten verschwindet der Abfluss des Obersees vorher im Geröll und empfängt der Mittersee sein Wasser aus zahlreichen trichterförmigen Quellen seines Bodens, die oft in kurzer Zeit ihren Platz ändern. Der See ist nur 3—4 m tief und ganz mit Charen und einem kleinen Potamogeton ausgekleidet; im Spätsommer wuchern *Spirogyra* und andere Fadenalgen besonders üppig, im April fand Dr. Ruttner am Rande der Quelltrichter Schwefelbakterien (Beggiatoa) entwickelt. Entsprechend dem unterirdischen Zufluss ist die Temperatur auch im Sommer sehr niedrig. an einem Tage, an dem selbst der 350 m höher gelegene Obersee eine Oberflächentemperatur von 16° C. zeigte, blieb diese im Mittersee auf $6^1/_2{}^0$ C. bei einer Grundtemperatur von $5^1/_2{}^0$ C.

Die Fauna wird durch die Kälte, Seichtheit und die Durchströmungsverhältnisse des Wassers in ihrem Charakter bestimmt. Der Saibling tritt hier im Gegensatz sowohl zum Ober- wie zum Untersee in einer Kümmerform auf, das Plankton ist gering entwickelt, die Unterschiede zwischen Spätsommer- und Winterfauna sind klein. Ende Dezember fanden sich u. a. folgende Formen:

Im freien Wasser:

Notholca striata (dominierend)	Chydorus sphaericus
Cyclops serrulatus	Peridinium tabulatum
„ viridis	Paramaecium bursaria.
Acroperus harpae	(Daphnia longispina fehlt nur im Winter)

In den Chara-Rasen:

Rotifer vulgaris (dominierend)	Cyclocypris laevis
Lyncaeus affinis	Chironomus-Larven.

Der Obersee (1117 m)

hat eine Ausdehnung von etwa 700 m zu 300 m bei einer Tiefe von bis zu ca. 15 m. Seine unmittelbare Umgebung bildet im Osten ein ausgedehntes (botanisch besonders interessantes) Hochmoor, während an der Westseite Wald und Fels dicht an ihn heranreichen. Hier findet sich auch eine (mit alten Fichten be-

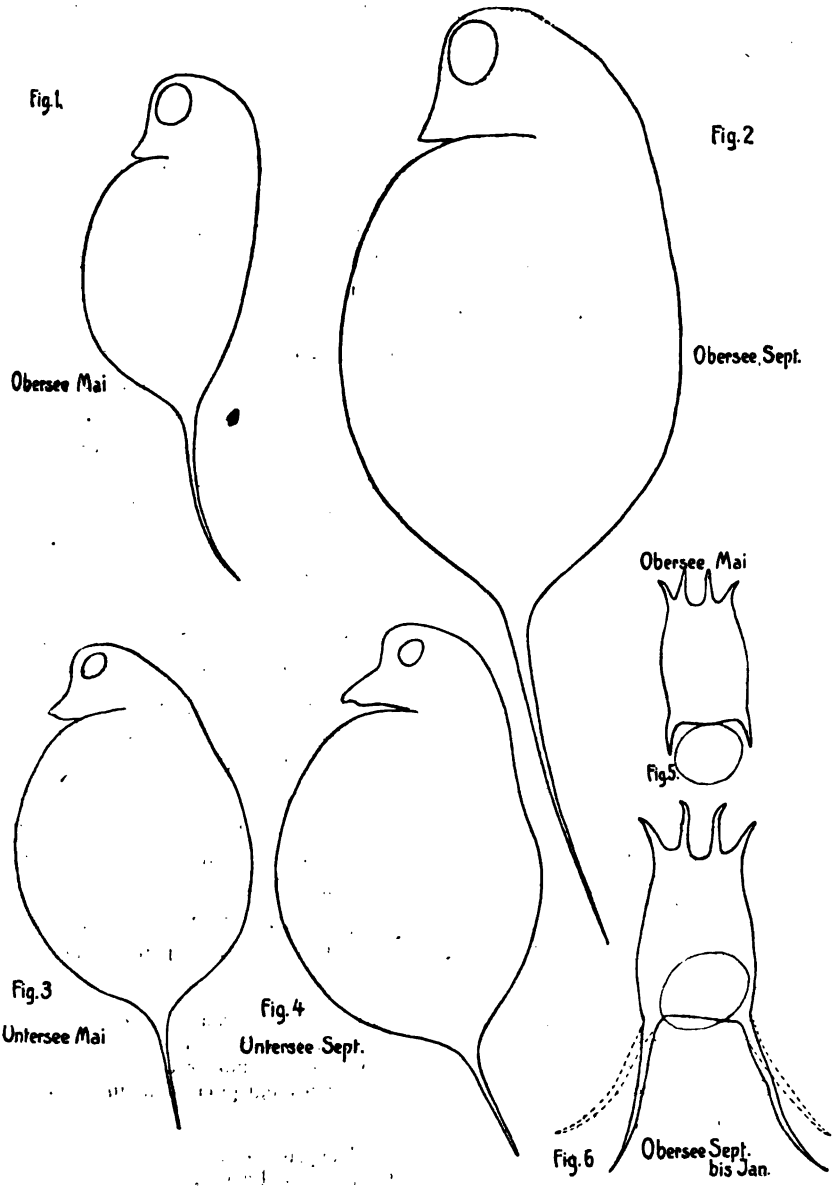


Fig. 1—4. *Daphnia longispina (-hyalina)* ♀.
1, 2 Oberseevarietät im Mai und September. 3, 4, Unterseevarietät im Mai und September. (Größte Weibchen bei gleicher Vergrößerung, Zeich.-App.)

Fig. 5, 6, *Anuraea aculeata.*
Oberseevarietät. 6 Eitragendes ♀, September bis Januar. 5 Desgl., Mai.

standene Insel) und nicht weit davon der Ausfluss. In der Vegetation dominiert *Potamogeton; Phragmites* und *Elodea* fehlen, wie

auch am Mittersee, ganz. Von Oktober bis Mai trägt der See eine mächtige Eis- und Schneedecke; die letztere war noch Mitte April d. Js. über $1^1/_2$ m stark. Die Temperatur über dem Grunde beträgt auch im Spätsommer — wie im Untersee etwas über 4°, gleichzeitig ist die Oberflächentemperatur nur wenig niedriger als dort (am 12. September 16°, nachm. 3 Uhr).

Die Zusammensetzung der Fauna ist aber eine ganz spezifische, am meisten fiel mir die Häufigkeit von *Polyphemus* im Spätsommer, das Dominieren von *Anuraea aculeata* im Winter auf.

Einige charakteristische Litoral- und Grundbewohner sind:

Lynceus guttatus
Chydorus sphaericus
Canthocamtus staphylinus
Cypria ophthalmica

Larven von Chloëon
„ „ Chironomus
„ „ Ceratopogon
„ „ Phryganiden

Macrobiotus macronyx

Monostyla lunaria
Notholca striata
Distyla spec.

Salpina spec.
Squamella spec.

Dorylaimus stagnalis
Nais

Valvata piscinalis
Pisidium

Difflugia pyriformis
„ acuminata und 4 weitere Formen
Centropyxis aculeata
Arcella vulgaris
„ dentata
Ophrydium versatile.

Dazu kommen nach freundlicher Bestimmung des Herrn Reichert folgende Diatomeen:

Amphora ovalis Kütz.
„ affinis Kütz. (häufig)
Cymbella Ehrenbergii Kütz. (sehr häufig)
„ amphicephala Naegeli
„ cymbiformis Ehrb.
Encyonema ventricosum Kütz.
Stauroneis Phoenicenteron Ehrb.
„ anceps Ehrb.
Navicula elliptica Kütz.
„ pupula Kütz.
„ Tuscula Ehrb. (häufig)
„ radiosa Kütz. (häufig)
„ cryptocephala (häufig)
„ cuspidata Kütz.
„ limosa Kütz.
Pinnularia viridis Kütz. (häufig)
„ nobilis Ehrb. (häufig)
„ mesolepta Ehrb.
Pleurosigma Kützingii Grun. (selten)
Gomphonema acuminatum Ehrb.

Gomphonema constrictum var. subcapitata Grun.
„ montanum Schumann
„ angustatum Kütz.
„ vibrio Ehrb
Achnanthes microcephala Kütz.
Eunotia arcus Ehr. var. minor. Grun.
Fragilaria elliptica Schumann
„ mutabilis W. Sm.
„ construens Ehrb.
Synedra delicatissima W. Sm.
Tabellaria flocculosa Kütz.
Denticula subtilis Grun.
Nitzschia linearis Kütz.
Surirella biseriata Bréb.
„ saxonica Auerswald
„ linearis W. Sm. var. constricta Grun.
Cymatopleura elliptica W. Sm.
Neidium amphigomphus Ehrb.

Das Spätsommerplankton[1]) enthielt folgende Formen:

Polyphemus pediculus (häufig)
Daphnia longispina[2]) (häufig)
Bosmina coregoni (häufig)

Simocephalus vetulus
Scapholeberis mucronata
Peratacanthra truncata

1) Die Sonderung der euplanktonischen Formen vom Tychoplankton steht noch aus; — der Obersee ist etwa zur Hälfte flach und von Pflanzen durchwachsen.

2) Der typischen *longispina* näherstehend als die Untersee- und Mitterseeform. Großer Kopf mit carina interrupta und großem Auge. Gesamtgröße nach Jahres-

Acroperus harpae
Alonella nana
Pleuroxus trigonellus

Diaptomus denticornis (häufig)
Cyclops serrulatus
„ fuscus
„ strenuus

Anuraea aculeata (häufig)[2])
„ cochlearis
Polyarthra platyptera
Triarthra mystacina
Anapus ovalos (häufig)
Dinocharis pocillum

Ceratium hirudinella

Staurastrum paradoxum (dominierend)
„ laniatum
„ manfeldtii
Euastrum verrucosum
„ oblongum
Closterium acerosum
Micrasterias crux-melitensis
Desmidium Swartzii
Cosmarium botrytos
„ margaritiferum
„ anceps

Merismopedia elegans
Oscillatoria limosa
Nostoc

Pediastrum boryanum

ferner Spirogyren und andere Algen.

Ganz anders ist natürlich die Planktonzusammensetzung im Winter. Die geringen, mit der Pumpe gewonnenen Planktonmengen bestanden ganz vorwiegend aus *Anuraea aculeata*, daneben war *Bosmina coregoni* häufig (und in lebhafter Vermehrung begriffen). Dazu kam noch:

Daphnia longispina
Cyclops serrulatus
„ strenuus

Asplanchna spec.

Rotifer vulgaris
Polyarthra platyptera

Staurastrum paradoxum

Ganz verschwunden waren, wie zu erwarten, *Diaptomus* und *Polyphemus*, die im Spätsommer eine ganz außerordentliche Massenentwickelung zeigen. Die Planktonquantität übertrifft infolgedessen zu dieser Zeit die des Untersees um das mehrfache, was wieder zur Folge hat, dass die Fische (vor allem Saiblinge) im Obersee trotz des langen Winters ein rascheres und stärkeres Wachstum zeigen als drunten.

Eine vorläufige Analyse des Obersee- und Unterseewassers (durch die landwirtschaftl. chem. Versuchsanstalt Wien) ergab u. a. folgende Differenzen:

	Obersee (26 IX. 1905).	Untersee (26. IX. 1905).
	Deutsche Grade	Deutsche Grade
Gesamthärte	4.19	6.44
100000 Gewichtsteile Wasser enthalten:		
	Gewichtsteile	Gewichtsteile
Kalk	3.72	5.17
Magnesia	0.34	0.91

zeit stark verschieden, übertreffen im September bei weitem die Daphnien sowohl des wärmeren Untersees als des kälteren Mittersees (vgl. die Figuren).

2) Mit besonders auffälligem Saisondimorphismus (vgl. die Figuren). Und zwar sind September- und Januarformen noch ziemlich gleich, während nach Aufgehen des Eises im Mai plötzlich sehr kurzstachlige Formen auftreten. Ursache?

	Gewichtsteile	Gewichtsteile
Kaliumoxyd	1.74	2.50
Natriumoxyd	0.57	0.31
Tonerde u. Eisenoxyd . .	0.13	0.05
Kohlensäure	5.02	4.88
Schwefelsäure	0.46	0.54
Kieselsäure	0.20	0.33

III.

Die neue Biologische Station[1]).

Die Räumlichkeiten der Biologischen Station nehmen den nach Südwesten gerichteten Flügel des Schlosses (den sogen. „alten Seehof") ein; die Arbeitsräume liegen in einer Flucht im Erdgeschoss, die Aquarienräume in den Kellern darunter, die Wohnräume für den ständigen Assistenten, die drei wissenschaftlichen Mitarbeiter, sowie für die Gäste der Station liegen im II. Stock darüber.

Die Arbeitszimmer sind außerordentlich geräumig, vier sind zweifensterig (nach dem Park hinaus), eins, das für chemische Zwecke und die Arbeiten des Dieners bestimmt ist, hat ein Fenster nach der Hofseite. An diesen Raum schließt sich die (doppelte) Dunkelkammer an. Alle Fenster sind mit Arbeitstischen versehen, an sechs Fenstern sind für Aquarien abnehmbare Eisenträger (je drei, parallel dem Fensterbrett) angebracht, sowie Vorrichtungen zum Ab- und Zulauf von Wasser und für Durchlüftung. In dem ersten Arbeitszimmer sind die Fensteröffnungen so tief (über 1 m), dass in ihnen zahlreiche Aquarien an beiden Seiten aufgestellt werden können.

Von den Fenstern sind einstweilen zwei für die erwärmten Aquarien adaptiert, in deren Mehrzahl Cyprinodonten und andere sich schnell vermehrende Tropenfische gezüchtet werden (für Variations- und Bastardierungsversuche), während einige für physiologische Zwecke reserviert bleiben. Die Erwärmung geschieht, bis wir eine befriedigende elektrische Heizung gefunden haben, mit kleinen Spirituslampen; die Becken werden durch einen besonderen, sehr leistungsfähigen Apparat kräftig durchlüftet. Die ganze Anlage der Warmwasseraquarien wurde von dem bekannten Aquarianer Joh. Thumm (Dresden) ausgeführt.

Zu jedem Arbeitstisch gehört die übliche Ausrüstung mit Glassachen und Chemikalien sowie eine elektrische Arbeitslampe, eine Anzahl Aquarien u. dgl. Ferner stehen dem Inhaber offene und verschließbare Fächer für seine eigenen Sachen zur Verfügung.

Von dem Instrumentarium der Station dürfte folgendes für etwaige Besucher von Interesse sein: Analytische Wage (von Ruepprecht); mikrophotograph. Horizontal-Vertikalkamera (von

1) Hier soll nur das zur Orientierung Nötigste in aller Kürze mitgeteilt werden; ein mit Photographien versehener Bericht wird vorbereitet.

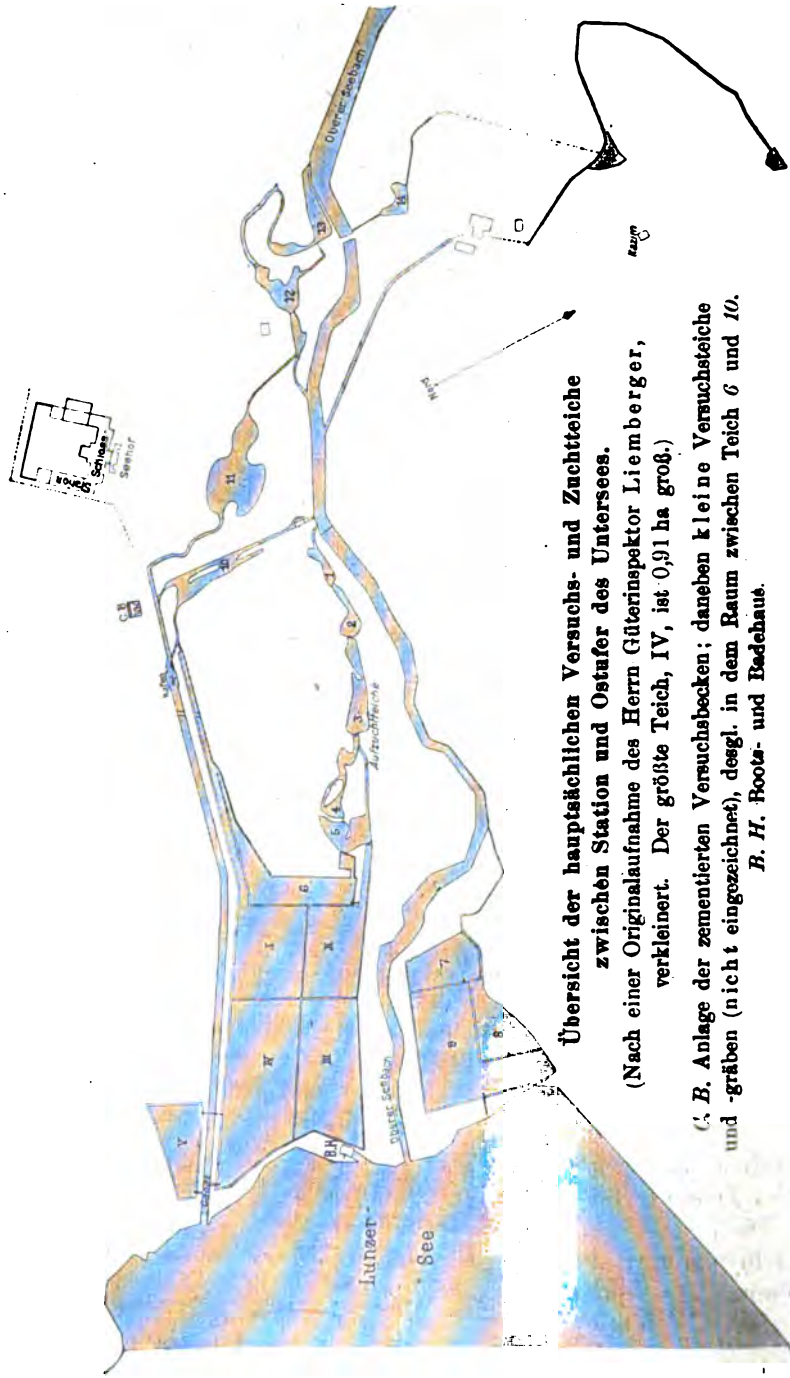
Zeiß, dazu ein „Planar“ für schwache Vergrößerung); ebenfalls von Zeiß ein Binokularmikroskop nach Greenough, ein großer Zeichenapparat mit Zeichentisch nach Bernhard; zwei Mikroskope und ein großes Mikrotom von Reichert; ein Thermostatofen (Modell 1) von Sartorius; ferner Heißluft- und Dampfsterilisatoren, Destillierapparat, Wasserleitungsturbine, Elektromotor mit Zentrifuge, endlich Dredgen, Planktonnetze und -pumpen etc. Zu Heizzwecken dienen Spiritus-Bunsen- und -Barthelbrenner, außerdem sind elektrische Wärmeapparate („Kryptol“) vorhanden.

Die Dunkelkammer ist für photographische und physiologische Zwecke adaptiert, für die ersteren ist, wenn der Hauptraum zu Experimenten gebraucht wird, noch ein kleiner Nebenraum ausgerüstet. Für absoluten Lichtabschluss (Doppeltüren), Durchströmung und Durchlüftung der Dunkelaquarien, und für verschiedenfarbiges Licht ist Sorge getragen; eine etwaige Erwärmung der Aquarien kann durch elektrische Heizplatten geschehen.

Die zoologisch-botanische Bibliothek, die beständig vermehrt wird, besteht bisher aus ca. 400 Bänden und Separaten; die Bewerber um Arbeitsplätze werden ersucht, bei ihrer Anmeldung Wünsche betreffend Literatur (und auch Instrumente) zu äußern. Für Unterstützung durch Zusendung ihrer einschlägigen Arbeiten ist die Station den Herren Autoren natürlich besonders dankbar!

Die Aquarienräume sind folgendermaßen disponiert. Ein kleinerer Kellerraum mit nur einem Fenster enthält zahlreiche Glasbecken verschiedener Größe, die auf mehreren Regalen übereinander stehen, teils vor dem Fenster, teils an den Wänden. Sie können sämtlich durchströmt und durchlüftet werden und sind vorzugsweise für die kleinere Fauna und Flora bestimmt. Daneben liegt an der einen Seite ein großer vierfensteriger Keller — die Fenster sind auch hier, um möglichst viel Licht einzulassen, vergrößert worden —, in welchem unter einem Süd- und einem Westfenster je ein großes Zementaquarium mit Glastafeln (für Fische) errichtet worden ist. Ein weiteres geräumiges Zementbecken befindet sich in der Mitte des Kellers am Boden (für Grundfauna); über diesem ist auf Eisenträgern ein großes viereckiges Glasaquarium montiert (für pelagische Fauna). In dem gleichen Keller sind noch, teils an dem freien Fenster, teils an den Wänden, die Aquarien für Brackwassertiere, sowie diejenigen für Fischversuche und kranke Fische untergebracht.

An der anderen Seite des kleineren Aquarienkellers befindet sich die geräumige Fischbrutanstalt mit zahlreichen Brutträgen, welche eventuell — soweit sie nicht (im Winter und Frühjahr) für die Salmonidenbrut gebraucht werden, — den Zwecken der Station nutzbar gemacht werden können. Auch sind hier noch einige große Zementbecken zur Unterbringung von Fischen vorhanden.



Übersicht der hauptsächlichen Versuchs- und Zuchtteiche zwischen Station und Ostufer des Untersees.
(Nach einer Originalaufnahme des Herrn Güterinspektor Liemberger, verkleinert. Der größte Teich, IV, ist 0,91 ha groß.)
S. B. Anlage der zementierten Versuchsbecken; daneben kleine Versuchsteiche und -gräben (nicht eingezeichnet), desgl. in dem Raum zwischen Teich 6 und 10.
B. H. Boots- und Badehaus.

Die wichtigsten Hilfsmittel, über welche die Station verfügt sind, wie schon in der Einleitung betont wurde, die natürlichen

und künstlichen Wasserbecken und Wasserläufe im Freien, die Zementbecken, Teiche, Kanäle, Uferaquarien der Seen, endlich diese selbst.

An zementierten Freilandbecken sind unweit der Station zunächst 13 in verschiedener Größe und Tiefe hergestellt. Sie sind durch vertiefte Zementgänge getrennt, so dass der Wasserspiegel in Brusthöhe des Beschauers zu liegen kommt. Sie können mit durchströmendem und mit stehendem Wasser (z. B. mit ver-

Untersee und einige der Teiche von Osten gesehen.
Vorn der Seehof mit dem Stationsflügel (vgl. Übersichtsplan S. 476). Man sieht nur die Vorberge, die Hochgebirgslandschaft (Scheiblingstein, Hirschtal, Dürrenstein, Hetzkogel) liegt im Rücken des Beschauers.

ändertem Kalkgehalt) gebraucht und jederzeit, da die Station über geübte Zementarbeiter ständig verfügt, nach Bedarf vermehrt werden.

Die Teiche, von denen der beigefügte Plan eine Anzahl[1]) zeigt, sind in mannigfachster Form, Größe, Tiefe, Bewachsung, Durchströmung etc. vorhanden.

Sie alle können, soweit sich das mit den Interessen der Salmo-

1) Einer der nicht verzeichneten Teiche ist der etwa 1 Joch große „Mausrodel"-Teich (ca. 1 Std. vom Seehof). Er wird von einem unterirdischen Zufluss gespeist, in dem z. B. der blinde *Niphargus* vorkommt.

niden und Karpfen irgend verträgt, zu biologischen Zwecken herangezogen werden. Einige sind speziell für Experimente adaptiert worden, und wenn es für bestimmte Fragen sich als nötig erweist, so ist die Herstellung neuer Teiche in kurzer Frist möglich.

Das gleiche gilt für die Wasserläufe, von denen eine große Anzahl, nach Tiefe, Gefäll etc. sehr verschieden, vorhanden ist; weitere können nach Bedarf hergestellt werden.

Ein weiteres Hilfsmittel für Adaptionsversuche, kontinuierliche Beobachtung unter natürlichen Verhältnissen u. dgl. sind die Uferaquarien, die an geeigneten Stellen der drei Seen und des Seebaches aus Bohlen und Gittern hergestellt werden. Für später ist die Herstellung gemauerter Uferbassins in Aussicht genommen, wie sie an den Stationen zu Roscoff und Banyuls-sur-mer im Gebrauch sind. Sie werden auch für relativ einfache biologische Fragen (Modalitäten des Kampfes ums Dasein, der Fortpflanzung, der Winterruhe etc.) gute Dienste leisten.

Endlich sind die Seen selbst als große Experimentierbecken wertvoll, um z. B. den Einfluß des veränderten Milieus (Temperatur, Nahrung, Kalkgehalt etc.) auf die Formbildung und Lebensweise der Fische (die Salmoniden sind bekanntlich ein ganz besonders plastisches, anpassungsfähiges Material) zu untersuchen. Die Fische werden vor dem Einsetzen markiert (nach dem Vorgang der Helgoländer Station) und können jährlich beim Abfischen oder am Laichplatz revidiert werden. Auf diese Weise wird z. B. die Rassenbildung der Saiblinge, die Konstanz der Forellenvarietäten und das immer noch strittige Verhältnis der Bachforelle zur Seeforelle zu untersuchen sein.

Die Untersuchungen am Obersee, der 2—3 Gehstunden von der Station entfernt ist, werden durch eine geräumige Jagdhütte erleichtert, welche mit den nötigsten Chemikalien, Netzen, Glassachen, auch mit einem einfachen Mikroskop ausgerüstet ist. Man kann dort oben auch — in vollkommenster Einsamkeit — wohnen und übernachten.

Am Ober- und Mittersee stehen der Station je ein Boot und Floß, am Untersee mehrere Ruderboote sowie ein großes, für Untersuchungen an Ort und Stelle adaptiertes Floss zur Verfügung.

* * *

Die hier kurzgeschilderten Verhältnisse der Lunzer Seen und ihrer Station lassen wohl erkennen, dass hier einerseits die meisten der Arbeiten ausgeführt werden können, die an süßen Gewässern — mit oder ohne Station — auch sonst gemacht zu werden pflegen. Anderseits aber ist deutlich, dass die neue Station den Schwerpunkt ihrer Tätigkeit auf die Ausnützung dessen verlegen musste, was ihr Arbeitsgebiet von anderen unterscheidet. Das sind die biologischen Verschiedenheiten ihrer (gleichwohl zusammengehörigen) Gewässer

und die Möglichkeit, diese Differenzen künstlich zu präzisieren und experimentell in großem Stil auszunutzen.

Diese Überlegung ist der Organisation des Ganzen zugrunde gelegt worden. Die Station durfte sich nicht darauf beschränken, Arbeitsgelegenheit für fremde Gelehrte zu schaffen, sondern sie muss in der Hauptsache selbst die langwierige Bearbeitung der sich hier darbietenden kausalen Probleme durchführen, so wichtig und höchst willkommen uns natürlich jede Mitarbeit anderer, welche die Arbeitsmittel der Station benützen wollen, sein wird.

Ferner konnte nicht darauf gewartet werden, bis von den Besuchern der Station die Faunistik, Floristik und Hydrographie unseres Arbeitsgebiets behandelt sein würde. Es wurden deshalb im vergangenen Winter durch gütige Vermittlung der Herrn Proff. Cori und Penck für diese drei Gebiete Hilfskräfte gewonnen. Und zwar hat Herr Dr. Götzinger (Wien) die hydrographische Bearbeitung begonnen; Herr Dr. Brehm (Elbogen), einer unserer besten Planktonkenner der Alpenseen, übernahm die systematisch-vergleichende Behandlung des Zooplanktons und der Litoralfauna, mit besonderer Berücksichtigung der Crustaceen und Rotatorien, Herr cand. Knoll (Graz) diejenige der Phanerogamen und Fadenalgen, während der ständige Assistent Herr Dr. Ruttner (Prag) und der unterzeichnete Stationsleiter das übrig bleibende pflanzliche und tierische „Inventar" übernommen haben. Dem ersteren wurde auch insbesondere die bakteriologische Durcharbeitung — die für nicht verunreinigte Gewässer noch so wenig gefördert ist — übertragen. Endlich hat sich während einiger Monate Herr cand. Bernhard (Leipzig) mit bestem Erfolg an den Vorarbeiten, insbesondere durch Bestimmung und Montierung von Planktonorganismen, beteiligt.

Auch den Herren Cori, Chun, Correns, Hatschek, Kuckuck (Helgoland), Molisch, Nüsslin, Reichert (Leipzig), Stockmayer, Wesenberg-Lund ist die Station für so manche Hilfe und Freundlichkeit zu Dank verpflichtet; insbesondere gilt das von dem Erst- und von dem Letztgenannten: die an den Stationen zu Triest und Lyngby bereitwillig gewährten Informationen und Gefälligkeiten waren für den Unterzeichneten von der größten Bedeutung.

Am wenigsten aber möchte ich unterlassen, dem Herrn Güterinspektor Liemberger, der seine praktische Erfahrung und Tätigkeit unermüdlich der werdenden Station zugute kommen ließ, auch öffentlich zu danken.

Zum Schluss möge im Namen des Gründers der Station die Aufforderung ausgesprochen werden, von ihren Arbeitsplätzen[1])

1) Bewerbungen, sowie Anfragen aller Art, sind an die Direktion der Biol. Stat. Lunz (N.-Ö.) zu richten. Die Platzinhaber erhalten Chemikalien etc. gratis, ferner wird, soweit der Platz reicht, freie Wohnung im Schloss gewährt. Optische

Gebrauch zu machen, die allen Biologen Österreich-Ungarns, Deutschlands und des Auslands kostenlos offen stehen sollen.

* * *

Anhangsweise möchte ich noch die Bitte an die Planktologen richten, uns Planktonproben des Süßwassers überweisen zu wollen. Mit der Station Lunz ist eine Zentrale für Süßwasserplankton verbunden worden (welche des weiteren auch Grundproben und Litoralproben sammelt).

Schon bei mancher Arbeit ist die Möglichkeit vermisst worden, Plankton der gleichen Örtlichkeit aus anderer Zeit oder Plankton aus anderen Gewässern vergleichen zu können. Eine Durchsicht der Literatur lässt ermessen, wie wertvoll es sein würde, wenn die Vergleiche und Folgerungen nicht mehr auf Beschreibungen und mehr oder weniger subjektiven Abbildungen zu fußen brauchten. Eine zentrale Sammelstelle, von welcher aus Vergleichsmaterial leicht zugänglich gemacht werden kann, ist ein entschiedenes Desiderat, ihre Verwirklichung kann mit Hilfe der einzelnen Planktologen unschwer erreicht werden. Die vorhandenen Planktonproben sollen von Lunz aus den Bewerbern kostenfrei und leihweise (auf 2—4 Wochen) zugesandt werden, soweit sie nicht grade für vergleichende Untersuchungen, welche an der Zentrale selbst angestellt werden, benötigt sind. (Die der Zentrale übergebenen Proben können auf Wunsch der Einsender deren Eigentum bleiben und von ihr nur verwaltet werden.)

Es ist wohl unnötig, den Nutzen, der aus dieser Einrichtung den Planktologen ebenso wie der Station erwachsen kann, im einzelnen nachzuweisen.

Unser erstes Ziel ist eine möglichst vollständige Sammlung von alpinem und nordischem Plankton, wofür die der Zentrale gütigst zur Verfügung bezw. in Aussicht gestellten Sammlungen der Herren Brehm und Zederbauer (Ostalpen), Merian (Zentral- und Westalpen), Sven Ekman (Schweden) und Wesenberg-Lund (Dänemark, Norwegen, Grönland) den wertvollen Grundstock bilden bezw. bilden werden. Bei den vielen tatsächlichen und hypothetischen (eiszeitlichen) Beziehungen zwischen alpinen und nordischen Planktonten ist diese Sammlung für uns zunächst am wichtigsten.

Lunz, Ostern 1906. **Prof. R. Woltereck (Univ. Leipzig).**

Instrumente sind mitzubringen. — Lunz ist Station der Ybbstalbahn und in ca. 5 Stunden von Wien oder Linz zu erreichen.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVI. Bd. **1. August 1906.** **№ 16.**

Inhalt: Goebel, Zur Biologie von *Cardamine pratensis*. — Hertwig, Über Knospung und Geschlechtsentwickelung von *Hydra fusca*. — Grofs, Über die Beziehungen zwischen Vererbung und Variation (Fortsetzung). — Plate, Hatschek's neue Vererbungshypothese. — Fischer, Über die Ursache der Disposition und über Frühsymptome der Raupenkrankheiten (Schluss). —

Zur Biologie von Cardamine pratensis.

Von K. Goebel.

Von *Cardamine pratensis* existiert eine in mancher Hinsicht merkwürdige Rasse mit gefüllten Blüten, über welche ich früher eine kurze Bemerkung veröffentlicht habe[1]).

Von Interesse ist diese Form zunächst durch ihr Auftreten, welches einen sicheren Schluss über ihre Entstehung zulässt.

Man kann die Anschauungen über das Zustandekommen gefüllter Blüten wohl in drei Gruppen bringen.

1. Als erste sei genannt die, welche die Füllung der Blüten auf die direkte Einwirkung äußerer Faktoren zurückführt. So sagt z. B. A. Braun[2]): „Hierher gehören manche bekannte Erfahrungen, wie z. B. dass das wilde Leberblümchen (*Hepatica nobilis*) mit seinen lieblich blauen, sechsblättrigen Blüten, wenn es aus dem schattigen Berghain in den Garten verpflanzt wird, gewöhnlich schon im nächsten Jahre gefüllte und dazu meist rote Blüten hervorbringt.“ Trotzdem diese Angabe von einem ausgezeichneten Natur-

1) Goebel, Organographie der Pflanzen I, S. 83. Die gefüllt blühende Form ist schon lange bekannt; vgl. die Literatur bei O. Penzig, Pflanzenteratologie I, S. 248.

2) Sie ist aber auch im Freien gefunden; vgl. z. B. Pluskal, Flora 1849, S. 64; ohne Zweifel sind aus derartigen Funden die Gartenpflanzen entstanden.

forscher herrührt, muss ich sie doch als eine unzutreffende betrachten. In der Umgebung Münchens kommt die rotblühende Form von *Hepatica* auch im „schattigen Berghain" nicht selten spontan vor, und die blaublühende erhält sich auch — soweit meine Erfahrung reicht — (im allgemeinen) im Garten konstant und wird dort ebensowenig rot als gefüllt. Zudem ist der Begriff „Garten" ja ein ziemlich unbestimmter, es gibt auch in einem Garten Vegetationsbedingungen sehr verschiedener Art, namentlich was die Ernährungsverhältnisse anbelangt. Es ist diese Angabe auch wohl nicht auf experimenteller Grundlage entstanden, sondern der Beobachtung entsprungen, dass man die gefüllt blühende rote Form eben nur im Garten zu sehen gewöhnt ist. Das sagt über ihre Entstehung aber nichts aus. Ebenso behauptet neuerdings Velenovský[1]), die abnorme gabelige Verzweigung mancher Farnblätter komme „an manchen Farnen sofort zum Vorschein, sobald wir dieselben aus der freien Natur in den Garten verpflanzen". Aus der umfangreichen, namentlich englischen Literatur über abnorme Farnformen ist ersichtlich, dass so gut wie alle diese Formen ursprünglich im Freien gefunden („wild finds") sind, und im Garten nur gehegt werden, nicht aber durch Kultureinflüsse entstanden sind. — Es ist von diesen Anschauungen nur so viel richtig, dass gewisse Missbildungen sich nur unter bestimmten Ernährungsbedingungen erhalten können, und wenn diese nicht gegeben sind, in die „normale" Form zurückschlagen, wofür gerade die hier zu besprechende Pflanze ein lehrreiches Beispiel bietet. Eine Entstehung einer Missbildung aber durch direkte Einwirkung von Kulturbedingungen, wie A. Braun[2]) und Velenowsky sie annehmen, ist in den von diesen Autoren angeführten Fällen durchaus nicht nachgewiesen, ebensowenig bei der Entstehung anderer gefüllter Blüten.

Ähnliche Anschauungen wie die von A. Braun und Velenovsky sind übrigens auch in der gärtnerischen Literatur verbreitet. So sagt z. B. Carrière[3]) „Nous ferons aussi observer que les fleurs doubles ne se rencontrent guère que dans les plantes cultivées: elles paraissant être la consequence d'une modification de tempérament due à la domestication, parfois au traitement, aussi ne les rencontre-t-on que très rarement a l'état de la nature, si ce n'est accidentellement, pour ainsi dire."

Wenn man aber im Frühjahr die feuchten Wiesen der oberbayerischen Hochebene betrachtet, so kann man an zahlreichen Standorten Tausende von Exemplaren von *Cardamine pratensis* mit vollständig gefüllten Blüten — in denen jede Spur der eigentlichen

1) Beobachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur 1851, S. 334.

2) Vergleichende Morphologie der Pflanzen I. Teil, S. 206.

3) Carrière, Production et fixation des variétés dans les végétaux. Paris 1865, p. 16.

Fortpflanzungsorgane verschwunden ist — beobachten. Diese Pflanze ist nun nie eine Gartenpflanze gewesen, die Füllung kann also auch nicht in der Kultur entstanden sein.

Der Satz, dass in der freien Natur Pflanzen mit vollständig gefüllten Blüten verhältnismäßig selten sind, ist trotzdem richtig. Aber er ist anders zu erklären, als Carrière dies tat. Im Garten können Pflanzen mit vollständig gefüllten Blüten auf ungeschlechtlichem Wege fortgepflanzt werden[1]), sei es durch Okulieren (und Pfropfen) wie bei Rosen oder durch Stecklinge wie bei den gefüllt blühenden Petunien. Für *Cardamine pratensis* liegt im wilden Zustand die Sache insofern analog, als sie, wie gezeigt werden soll, ganz besondere Mittel zur ungeschlechtlichen Vermehrung besitzt und sich so ohne Zutun des Menschen erhalten kann. Auch die mit vollständig gefüllten Blüten versehene Form von *Ranunculus repens* pflanzt sich durch Ausläufer fort. Aber das sind immerhin Ausnahmefälle. Wild wachsende Pflanzen aber, welche in ihren Blüten nur Anfänge von Füllung zeigen, sich also durch Samen fortpflanzen können, werden durch Kreuzung mit einfach blühenden Formen im allgemeinen bald verschwinden. In der Kultur aber lassen sie sich isolieren und zur Züchtung benutzen.

Eine experimentelle Stütze für „die Annahme, dass die „Füllung" der Blüten direkt von äußeren Verhältnissen abhänge, könnte man in Angaben von H. Hoffmann finden zu können glauben.

Dieser Autor, welcher zahlreiche Kulturversuche angestellt hat, sagt[2]) von *Papaver alpinum:* „Ich finde die Ursache der hiernach unzweifelhaft in der Kultur hervorgetretenen Neigung zur Füllung darin, dass es sich hier bei jeder neuen Anzucht von Samen, also bei jeder neuen Generation, um Topfkultur handelt. Es bedingt diese, verglichen mit dem Aufwachsen im Freien, eine Dürftigkeit der Gesamternährung" . . .[3]). Indes scheint mir der Umstand, „dass die neuen Generationen der verschiedensten Serien ihre nun einmal aufgetretene Füllung weiterhin durch Jahre auch dann beibehielten, wenn sie, was fast in allen Fällen geschah, weiterhin ins freie Land (oft auf den dürftigsten Boden) verpflanzt wurden" wenig für die Annahme zu sprechen, dass hier eine direkte Beeinflussung durch die Topfkultur vorlag. Eher möchte ich annehmen, dass Hoffmann ein Gemisch verschiedener Rassen, unter anderem auch eine zur Blütenfüllung neigende, vor sich hatte, und dass die letztere bei Topfkultur besser gedieh, oder diese besser ertrug als die Freiland-

1) Von den Fällen, wo bei Levkojen die Füllung durch einfach blühende bestimmter Rassen sich fortsetzt, sehen wir hier ab.

2) H. Hoffmann, Kulturversuche über Variation. Botan. Zeitung 1882, S. 486.

3) Ein Resultat, das mit dem von de Vries für *Ranunculus bulbosus semiplenus* erhaltenen in direktem Widerspruch steht (vgl. de Vries, Die Mutationstheorie I, S. 592).

kultur, dass also bei der Topfkultur eine unbewusste Auswahl stattfand. Nehmen wir z. B. an, die Samen der gefüllt blühenden Form keimten rascher als die der einfachen, so können sie bei dichter Topfsaat diese unterdrücken, während im Freien vielleicht gerade die ersten Keimlinge unter äußeren Schädigungen leiden. Dasselbe Bedenken muss ich gegen einen späteren Versuch Hoffmann's[1]) geltend machen, in welchem er nachgewiesen zu haben glaubte, dass bei *Tagetes patula* durch ungenügende Ernährung bedeutende morphologische Veränderungen, die vererbt werden, entstanden seien, ganz abgesehen von der Frage, wie weit seine Kulturen gegen Kreuzbefruchtung geschützt waren. Offenbar haben auch andere Autoren die Hoffmann'schen Angaben nicht für einwandfrei gehalten, sonst wären sie ja ein glänzendes Beispiel für die Vererbung erworbener Eigenschaften.

2. Die am weitesten verbreitete Ansicht nimmt an, dass gefüllt blühende Formen nicht direkt durch Einwirkung äußerer Faktoren, sondern durch Zuchtwahl von seiten des Menschen entstanden sind, indem man, ausgehend von Pflanzen, in deren Blüten die „Füllung" nur wenig auftrat, diese letztere allmählich steigerte. Es handelt sich aber auch hierbei nicht etwa um eine Steigerung der Füllung durch direkte Beeinflussung mittelst der Gartenkultur, sondern um Isolierung von Formen, welche die Fähigkeit, gefüllte Blüten hervorzubringen, schon besessen haben[2]), aber der fortwährenden Kreuzung mit einfach blühenden entzogen werden, wobei zu beachten ist, dass die Fähigkeit, gefüllt blühende Formen hervorzubringen, unter bestimmten Umständen latent bleiben kann.

3. Für die Entstehung gefüllt blühender Pflanzen durch sprungweise Abänderung — Mutation — bietet *Cardamine pratensis* ein gutes Beispiel, denn aus dem oben angeführten Grunde ist an eine Steigerung der Füllung durch Zuchtwahl hier nicht zu denken. Auch habe ich im Freien Mittelbildungen zwischen der einfachen und der stark gefüllt blühenden Form bis jetzt nicht gefunden, doch werden solche in der Literatur beschrieben (vgl. Penzig a. a. O.).

In der Umgebung Münchens findet sich die gefüllt blühende Form an zahlreichen Standorten, an manchen ist sie in großer Menge vorhanden und überwiegt die einfach blühende Form, namentlich auf Wiesen mit feuchtem, gut gedüngtem Boden.

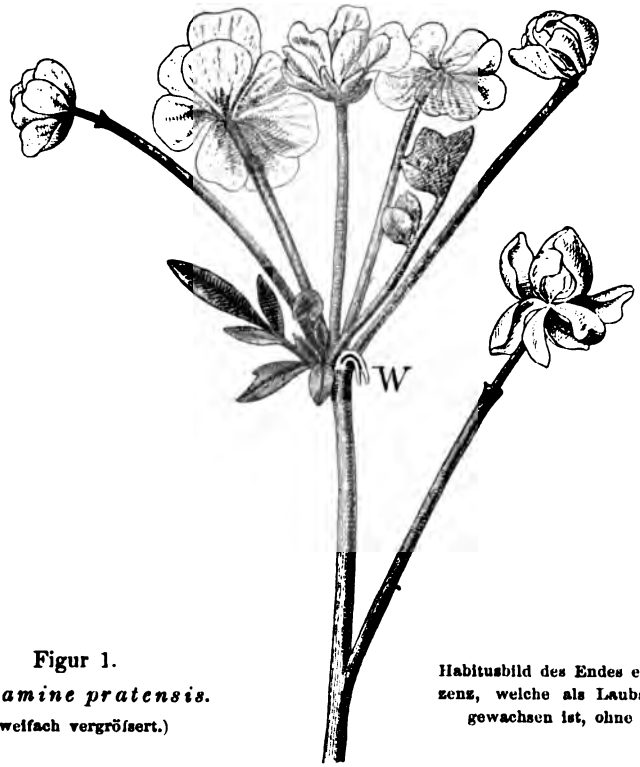
Die Pflanzen fallen schon von weitem durch ihre Blüten auf. Diese erreichen zuweilen einen Durchmesser von $2^1/_2$ cm, sie sehen aus wie Miniaturröschen, in denen keine Spur von Staub- und Fruchtblättern mehr zu finden ist.

Ehe indes auf die Blüten eingegangen wird, sei noch bemerkt, dass, während die Infloreszenzen der einfach blühenden Form normal

1) Bot. Zeitung 1887, S. 769 ff.

2) Vgl. dazu namentlich de Vries, Die Mutationstheorie I Bd., S. 523 u. a. a. O.

mit der Blütenbildung ihr Wachstum abschließen und keine Weiterentwickelung eintritt, die untersuchten Blütenstände der gefüllt blühenden Form alle (soweit sie näher untersucht wurden) die Anlage zur „Durchwachsung" besitzen. Man findet nämlich am Ende der Infloreszenzachse einen kleinen Schopf von Laubblättern. Diese bleiben unter ungünstigen äußeren Verhältnissen unentwickelt. Hält man aber eine Infloreszenz feucht, so entwickeln sich diese Blattanlagen zu Laubblättern, und bald treten an der Sprossachse auch (exogen)



Figur 1.
Cardamine pratensis.
(Zweifach vergrößert.)

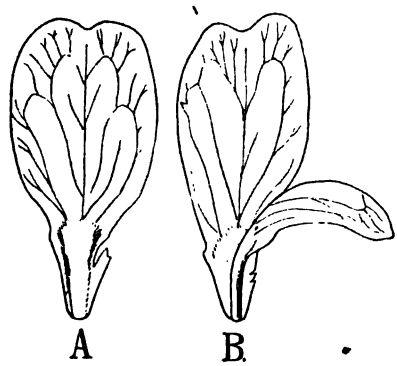
Habitusbild des Endes einer Infloreszenz, welche als Laubspross weiter gewachsen ist, ohne Wurzeln.

Wurzeln auf[1]) (Fig. 1), so dass aus dem Infloreszenzende ein Spross hervorgeht, der zur vegetativen Vermehrung dient. Dies ist aber nicht die einzige Art der letzteren, auch aus den Blüten treten unter günstigen Umständen vegetative Sprosse hervor. Da außerdem auch die Laubblätter von *Cardamine* mit der Fähigkeit ausgerüstet sind, Adventivknospen zu bilden, so erklärt sich leicht, wie die gefüllt blühende Form, bei welcher die Samenbildung ganz unterdrückt ist, trotzdem sich vermehren und erhalten kann.

1) Diese bilden sich bei *Cardamine pratensis* überhaupt ungemein leicht: bedeckt man eine Pflanze mit einer Glasglocke, so bilden die gewöhnlichen Achselsprosse weit über dem Boden Wurzeln aus.

Die Blüten zeigen außer Kelchblättern und Blumenblättern zunächst keinerlei weitere Blattbildungen. Dass die Blumenblätter in großer Überzahl gebildet werden, die Blüten also „petaloman" sind, zeigt der Augenschein. Die Anordnung der Blumenblätter ist die bei gefüllten Cruciferenblüten übliche[1]) in vier Reihen, wobei nicht selten Spaltungen auftreten (Fig. 2), eines der Spaltstücke ist dabei öfters fadenförmig entwickelt. Gelegentlich treten — wie dies auch sonst in gefüllten Blüten nicht selten ist — an der Blüten Achselsprosse auf, die ebenfalls zu gefüllten Blüten werden.

Beobachtet man Blüten, welche feucht gehalten wurden, so sieht man, dass die Blütenachse sich oberhalb einer Anzahl von Blumenblättern streckt (Fig. 3, I), es treten dann oberhalb des gestreckten Intermediums häufig wieder vier Kelchblätter oder Mittelbildungen zwischen Kelchblättern und Blumenblättern auf. Unterhalb des gestreckten Internodiums bilden sich exogen Wurzeln (Fig. 3, II, IV). Die Spitze des Blütensprösschens aber geht zur Bildung von Laubblättern über (Fig. 3, I, IV, V), die Blütenblätter und Kelchblätter fallen ab. Die Blüte ist in einen Laubspross übergegangen, welcher zu einer neuen Pflanze heranwachsen kann. Offenbar ist in Korrelation mit der Unterdrückung aller Sporangienbildung hier die Fähigkeit zum vegetativen Wachstum sowohl an der Infloreszenz- als an den Blütenachsen eine gesteigerte. Aber diese Korrelationsbeziehungen sind, wie Korrelationen überhaupt, bei den verschiedenen Pflanzen sehr verschieden. Es ist mir z. B. nicht gelungen, gefüllte (petalomane) Blüten von *Ranunculus repens* zum vegetativen Weiterwachsen zu bringen, während dies bei *Cardamine pratensis* außerordentlich leicht stattfindet.



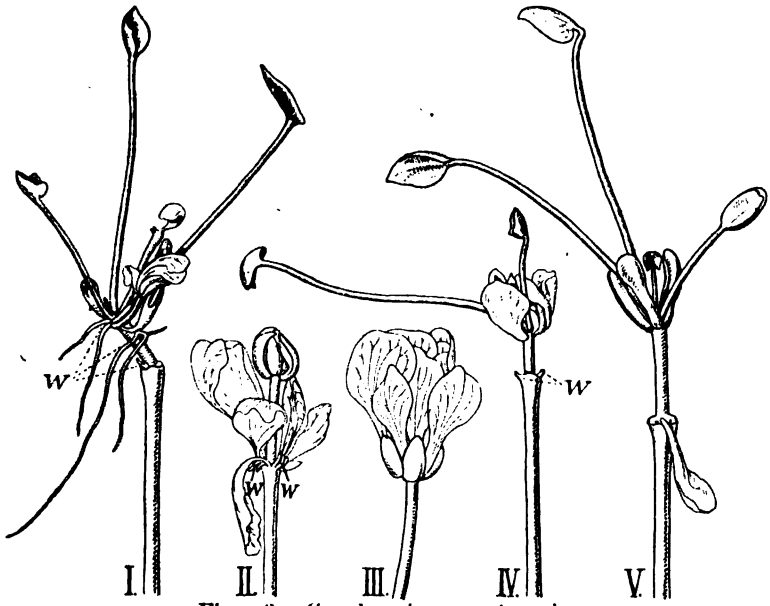
Figur 2. *Cardamine pratensis*. Blumenblätter mit Spaltung. (Vierf. vergrößert.)

Einen analogen Fall wie den von *Cardamine* finden wir dagegen meiner Ansicht nach bei den Blüten (Sporangienständen) von *Selaginella*. Bei den meisten Arten sind diese Blüten Sprosse, welche nach Hervorbringung einer Anzahl von Sporangien ihr Wachstum einstellen. Es wurden früher[2]) Blüten *Sel. Lyalii* beschrieben, bei welchen eine vegetative „Durchwachsung" stattgefunden hatte.

1) Vgl. Goebel, Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. Pringsh. Jahrb. für wissensch. Botanik XVII. 1886.

2) Goebel, Beitr. zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botanische Zeitung 1880, S. 221.

Es zeigte sich dabei, dass die obersten Sporangien verkümmert waren, und dieses Verkümmern betrachtete ich eben als die Vorbedingung für das Durchwachsen (welches bei einigen Arten auch spontan stattfindet). Behrens[1]) hat später gezeigt, dass man ein solches Durchwachsen resp. Vergrünen auch herbeiführen kann, wenn man Sprosssysteme, welche mit Blüten endigen, als Stecklinge benützt, selbst einzelne abgeschnittene Blüten lassen in meinen Kulturen vielfach ihren Vegetationspunkt vegetativ weiter wachsen, eine Erscheinung, welche bei manchen Arten auch „normal" eintritt,



Figur 3. *Cardamine pratensis*.

I. Zum Laubspross ausgewachsene gefüllte Blüte; die Blumenblätter sind abgefallen. W Wurzeln. II. Blüte mit Wurzelbildung, ein Internodium hat sich stark gestreckt. III. Blüte von aufsen. IV. Blüte, die oberhalb der Blumenblätter Laubblätter gebildet hat. V. Ähnliches Stadium. (Sämtliche Figuren sind viermal vergröfsert.)

in den genannten Fällen aber hängt sie offenbar mit der Verkümmerung der Sporangien zusammen.

Kehren wir zu *Cardamine* zurück, so ist eine andere Frage die, ob die Füllung eine konstante ist oder nicht. Dass sie für gewöhnlich auf die (vegetativ entstandenen) Nachkommen vererbt wird, ist klar, denn da die Pflanze so massenhaft vorkommt, so müsste man, wenn die gefüllt blühenden Exemplare nicht die Nachkommen anderer gefüllt blühender wären, annehmen, dass gefüllt blühende öfters als Mutanten aus Samen einfach blühender entstünden. Dies ist aber äufserst unwahrscheinlich, offenbar handelt es sich vielmehr um die Nachkommen einer längst entstandenen Form.

1) Über die Regeneration bei den Selaginellen. Flora 84. Bd., S. 139.

Indes ist die Fähigkeit, die normale Blütenform zu bilden, auch bei den gefüllt blühenden Pflanzen noch „latent" vorhanden. 1901 sowohl wie 1906 erhielt ich aus gefüllt blühenden *Cardamine*-Pflanzen, welche ich in Töpfe mit sandiger Gartenerde hatte einpflanzen lassen, einfach blühende Exemplare, und zwar waren alle diese Pflanzen „zurückgeschlagen".

Die einfachen Blüten waren durchaus normal, dass sie blass gefärbt waren, entspringt wohl ebensosehr wie die weniger entwickelte Blattgröße dem weniger günstigen Ernährungszustande der Pflanze.

Die normale Ausbildung der Blüten (welche auch Früchte ansetzten) ist deshalb hervorzuheben, weil teilweise die Ansicht vertreten wurde, dass die Pflanzen mit gefüllten Blüten aus solchen mit geschwächter Sexualität entstanden seien.

Darwin hat im Jahre 1843 folgende Hypothese aufgestellt[1]): Is it, then, too bold a theory to suppose that all double flowers are first rendered by some change in their natural condition, to a certain degree sterile; and that their vessels being charged with organizable matter in excess (which would be greatly formed by high cultivation), it is converted into petals — the organs which are nearest in their morphological nature and position to those whose functions are checked?" Wenn diese Ansicht richtig ist, so müsste man wohl erwarten, dass die an den früher gefüllt blühenden Pflanzen als „Rückschlag" entstandenen einfachen Blüten steril seien.

Dies war aber, so weit die Frage untersucht werden konnte, nicht der Fall. Der Pollen dieser Blüten war fast durchaus normal, nur wenige Pollenkörner zeigten sich verschrumpft oder in der Entwickelung stehen geblieben[2]). Eine Bestäubung der Blüten ergab Schwellung des Fruchtknotens, und obwohl die jungen Früchte in dem Zeitpunkt, in welchem diese Notiz — aus äußeren Gründen — abgeschlossen wurde, noch klein sind, glaube ich doch annehmen zu dürfen, dass sie normaler Entwickelung fähig sind. Ich darf, was andere Pflanzen anbelangt, wohl auf früher Gesagtes verweisen (a. a. O., S. 281 ff).

Analog wie die Rückschlagsblüten von *Cardamine* verhalten sich wohl auch die anderen gefüllt blühenden Pflanzen, denn dass solche Rückschläge vorkommen, ist auch sonst bekannt. So z. B. bei *Primula*[3]). Und nach den beiden trockenen Sommern von 1904 und 1905 zeigte sich ein großes Beet mit *Ranunculus repens*, dessen Blüten sonst ganz „petaloman" gewesen waren, vollständig auf die einfache

1) The Gardeners Chronicle 1843, p. 625.

2) Einige Blüten (speziell die an der Basis der Infloreszenz befindlichen) vertrockneten im Knospenzustand, ohne Frucht anzusetzen. Es darf dies wohl den — absichtlich ungünstig gehaltenen — Ernährungsbedingungen zugeschrieben werden.

3) Vgl. Gardeners Chronicle 1881, p. 540. Vgl. namentlich auch de Vries, Die Mutationstheorie I, S. 636.

Form zurückgeschlagen. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass Ernährungsverhältnisse dabei in erster Linie in Betracht kommen. Es ist nicht notwendig, dass die Quantität der Nährstoffe stets einen bestimmten Betrag erreichen muss, um das Auftreten von Rückschlagssprossen zu verhindern. Eine „kalkfliehende" Pflanze z. B. wird durch einen kalkhaltigen Boden, auch wenn er sonst alle notwendigen Aschenbestandteile enthält, doch nach der Minusseite hin beeinflusst werden, die genauere Feststellung der Bedingungen für das Auftreten der Rückschläge und die Untersuchung der Fertilität der Rückschlagsblüten dürfte noch manchen interessanten Aufschluss versprechen.

Über Knospung und Geschlechtsentwickelung von Hydra fusca.

Von Richard Hertwig in München.

Im Winter 1904/05 kultivierte ich braune Süßwasserpolypen, um die ersten orientierenden Beobachtungen zu sammeln, in welcher Weise man die geschlechtliche Entwickelung dieses Tieres beeinflussen könne, und dabei die so oft zitierten Untersuchungen Nussbaum's über das interessante Problem einer Prüfung zu unterziehen. In diesem Winter hat dann auf meine Veranlassung hin und unter meiner beständigen Anteilnahme und Kontrolle Herr Apotheker Krapfenbauer die Kulturversuche fortgesetzt. Dabei fiel mir auf, was ein eingehendes Literaturstudium vollauf bestätigte, dass wir trotz der vielen entwickelungsgeschichtlichen, anatomischen und experimentellen Untersuchungen, welche über den Süßwasserpolypen erschienen sind, über Knospung und Geschlechtsentwickelung sehr unvollkommen orientiert sind. Ich teile daher einige Betrachtungen, welche gelegentlich der angestellten Kulturversuche gemacht wurden, im folgenden mit.

Die zur Untersuchung verwandte Form des Süßwasserpolypen sei im folgenden provisorisch *Hydra fusca* L. genannt. Bei der großen Unsicherheit, welche in der Speziesbenennung in der Literatur herrscht, füge ich zur genauen Charakteristik einige markante Merkmale der Benennung bei. Das Tier besitzt im allgemeinen ein lichtes Graubraun; wechselt aber seine Färbung je nach den Kulturbedingungen, unter denen es sich befindet. In Kältekulturen nimmt es eine dunkle Färbung an, ein tiefes Kaffeebraun oder ein nicht selten dem Ziegelrot sich näherndes Rotbraun. Auch die Zimmerkulturen färbten sich im Lauf der Zucht dunkler, hellten sich aber dann wieder auf, wie auch eine im Zimmer gehaltene Hungerkultur, die neuerdings in Kälte übergeführt und gefüttert wurde, nicht mehr dunkelte, sondern sogar zu einem Ledergelb sich aufhellte. Somit hat auch die Dauer der Kultur auf die Färbung Einfluss, wie ich ähnliches schon für *Actinosphärium* nachgewiesen habe. Ich ziehe

daraus den Schluss, dass es sehr bedenklich ist, auf die Färbung hin neue Hydraarten zu begründen, wie es z. B. von der Hochgebirgsseen bewohnenden *Hydra rhaetica* Asper gilt; es könnten die rötlichen Färbungen dieser Tiere durch die besonderen Lebensbedingungen, bei *H. rhaetica* durch die kühle Temperatur der Hochgebirgsseen, verursacht sein.

Die Zahl der Tentakeln beträgt in der Regel 6; äußerst selten findet man 7 oder 8 Tentakeln, öfters nur 5; im letzteren Fall muss man mit der Möglichkeit rechnen, dass noch ein sechster entwickelt werden kann. Denn junge Knospen lösen sich oft nur mit vier Tentakeln versehen ab. Es wäre aber auch denkbar, dass verfrühtes Eintreten der Knospung die Entwickelung des sechsten Tentakels dauernd verhindert. Variationen in der Temperatur oder der Intensität der Fütterung haben auf die Tentakelzahl keinen Einfluss. Man kann daher die Sechszahl als die Norm bezeichnen. Bei der Knospe entwickelten sich die Tentakeln in dem Rhythmus, den Haacke (1880) für seine *H. Roeseli*, welche mit Recht von den meisten neueren Forschern mit *H. fusca* identifiziert wird, angibt. Zuerst entwickeln sich ziemlich gleichzeitig zwei laterale Tentakeln, d. h. zwei einander opponierte Tentakeln, welche symmetrisch zu einer Ebene stehen, die man durch die Längsachsen von Muttertier und Knospe legen kann. Dann entwickelt sich ein proximaler Tentakel, ein Tentakel in der dem Muttertier benachbarten Hälfte der Knospe, dann ein distaler, dem proximalen Tentakel genau opponierter. Schließlich bildet sich je ein Tentakel zwischen dem proximalen und dem lateralen Tentakel; diese Entwickelung der letzten zwei Tentakeln kann erfolgen, während die Knospe noch am Muttertier festsitzt, oder nachdem sie sich von ihm abgelöst hat.

Ein weiteres Merkmal der offenbar in den beiden letzten Wintern kultivierten Hydren war ihr getrennt geschlechtlicher Charakter. Im verflossenen Winter erzeugten die Kulturen, welche in verschiedenen Gläsern aufgetreten waren, entweder Hoden oder Ovarien. In diesem Winter sind in den Kulturen, welche nach vielen Tausenden zählten, alle aber von sechs Ausgangsexemplaren aus gezüchtet waren, nur männliche Individuen aufgetreten; da diese in großer Anzahl sich entwickelten, ist das gänzliche Ausbleiben weiblicher Tiere besonders auffallend.

Getrennt geschlechtliche Hydren sind wiederholt beobachtet worden. Am ausführlichsten handeln über sie Asper, Brauer und Downing. Asper bezeichnete die von ihm in Hochgebirgsseen des Engadins gefundenen männlichen und weiblichen, ziegelrot gefärbten Hydren als *H. rhaetica*. Brauer fand, dass die von ihm untersuchten getrennt geschlechtlichen Tiere in ihrem gesamten Habitus dem „braunen Polypen“ der alten Autoren, für welchen er den Linné'schen Namen *H. fusca* beibehält, gleichen und sich von

ihnen nur darin unterscheiden, dass die gewöhnlich als braune Polypen bezeichneten Tiere hermaphrodit sind und abgeplattete Eier besitzen. Er vermutet, dass unter dem Namen *H. fusca* bisher zwei verschiedene Arten zusammengefasst worden seien, eine getrennt geschlechtliche und eine hermaphrodite Form. Downing stimmt Brauer bei; während dieser aber in vorsichtiger Weise mit seinem definitiven Urteil zurückhält und die Möglichkeit erwägt, dass es sich nur um Varianten einer und derselben Form handelt, erklärt sich Downing mit Bestimmtheit für die Annahme verschiedener Arten; er nennt die hermaphrodite Form *H. fusca*, die getrennt geschlechtliche *H. dioecia*. Ich billige das Verfahren Downings nicht. Wir wissen noch zu wenig, ob Hermaphroditismus und Gonochorismus immanente Charaktere der verschiedenen Hydraarten sind oder nicht die Konsequenzen ihrer Existenzbedingungen im weitesten Sinne des Wortes, so dass je nach der Einwirkungsweise derselben hermaphrodite, rein männliche oder rein weibliche Individuen entstehen würden. Für Downing war bei seinem Urteil wohl mitbestimmend, dass er vergebens versucht hatte, durch Veränderung der Existenzbedingungen bei Hydren die Bildung der Geschlechtsprodukte hervorzurufen. Wir werden sehen, dass seine Versuche sehr unvollkommen gewesen sind, und dass es in der Tat möglich ist, durch Kältewirkung die Hydren zur Hodenproduktion zu veranlassen. Es wäre sehr wohl denkbar, dass Abstufungen in den äußeren Bedingungen Einfluss auf das Geschlecht ausüben und je nach dem Charakter derselben männliche, weibliche oder hermaphrodite Tiere hervorrufen. Solange wir über diese Dinge noch nicht genügend orientiert sind, ist es nicht ratsam, dem Hermaphroditismus oder Gonochorismus Bedeutung für die systematische Unterscheidung verschiedener Hydraarten beizumessen. Das ist wohl auch die Ansicht Nussbaum's und Kleinenberg's, welche das Vorkommen rein weiblicher Individuen als ein gelegentliches Vorkommen bezeichnen. Nussbaum beobachtete auch bei der typisch hermaphroditen *H. viridis* rein männliche Tiere. Auch Zoja hält das Vorkommen von getrennt geschlechtlichen Exemplaren von H. *grisea* — was Zoja *H. grisea* nennt, ist offenbar identisch mit der *H. fusca* Brauer's, Downing's und Nussbaum's — für einen Ausnahmezustand.

Sehr auffallend ist bei den von uns untersuchten Hydren die Sonderung in einen lichten schlanken Stiel und einen braun gefärbten etwas umfangreicheren Körper. Dieser Unterschied ist wohl bei allen Hydraarten vorhanden, nicht aber stets gleich deutlich ausgeprägt, so dass er nicht immer von den Hydraforschern in gebührender Weise berücksichtigt worden ist. Bei *H. fusca* ist schon den ältesten Autoren die scharfe Sonderung eines Stielteils aufgefallen; er wird von Trembley und Rösel v. Rosenhof mit

einem Schwänzchen verglichen. Der Unterschied beider Abschnitte hat vornehmlich seinen Sitz im Entoderm. Wie schon Greenwood richtig erkannte, enthält das Entoderm des Rumpfes im engeren Sinne resorbierende mit Eiweißkügelchen beladene Zellen und dazwischen eingestreute Drüsenzellen, das Entoderm des Stiels enthält dagegen lichte, große, blasige Zellen. Übrigens kann der Unterschied beider Abschnitte sich verwischen; das ist bei hungernden Tieren der Fall; andererseits kommt es im Lauf der Bildung von Geschlechtsprodukten und Knospen vor, dass Teile des Rumpfes in den Stiel verwandelt werden.

Was zunächst die Knospung anlangt, so liegen in der Literatur einander merkwürdig widersprechende Angaben vor. Manche Forscher, wie z. B. Kleinenberg (1872) und Delage (1899), geben an, dass die Knospen an irgend einer Stelle des Magenteils entstehen können, und erwecken damit die Vorstellung, als sei in ihrer Entwickelung keinerlei Gesetzmäßigkeit gegeben. Auf der anderen Seite haben schon ältere Forscher behauptet, dass die Hydren eine besondere Knospungszone besitzen. Ehrenberg bekämpft die Ansicht früherer Forscher, welche überall Knospen hervorsprossen sahen; er habe zahllose Individuen aller drei bekannten sicheren Arten beobachtet, aber nie eine andere Knospenstellung gesehen als an der Basis des Fußes, das ist am Grunde des Magens; wo er vier Knospen sah, waren sie allemal kreuzartig in einer Ebene; er fand nie mehr als vier Knospen. Auch Laurent stimmt im wesentlichen den Anschauungen Ehrenberg's bei; doch unterscheidet er von den „bourgeons qui se développent normalement à la base du pied" zwei Arten von „bourgeons exceptionels", die das gemeinsame haben, dass sie oberhalb der Knospungszone gebildet werden. Die eine Art sei durch Besonderheiten in der Ernährung bedingt, durch Ernährung mit sperrigen Insektenlarven, die den Magenraum der Hydren unregelmäßig ausdehnen, die zweite durch die Entwickelung der „Hautpusteln", das sind die Hodenanlagen. Wie Laurent gibt auch Ecker an, dass die Knospen sich vorzugsweise an einer Stelle ziemlich in der Mitte des Körpers entwickeln, da wo der sogenannte Fuß beginnt, nur ausnahmsweise oberhalb. Von neueren Autoren sprechen sich Marshall und Nussbaum in gleichem Sinne aus. Marshall beschreibt eine „hintere Tuberkelzone an der Stelle, wo der Stielteil der Polypen in den Abschnitt des eigentlichen Leibesraums übergeht." „Der hintere Tuberkelgürtel werde unter allen Umständen zu einer Fortpflanzungszone, und zwar je nach der Jahreszeit zu einer neutralen Germinationszone oder zur geschlechtlich weiblichen, Eier produzierenden, während eine vordere dicht unter den Tentakeln liegende Tuberkelzone die Hoden bilde. Die Stellen, an denen sich Knospen gebildet haben, sollen nun dauernde Germinationsherde sein, nur

an ihnen sollen sich, wenigstens bei den grünen Hydren des Mansfelder Sees, neue Knospen bilden. Nussbaum begnügt sich mit einem kurzen Hinweis auf die leicht zu bestätigenden Erfahrungen Trembley's und Rösel's, denen zufolge die Knospen an der Grenze zwischen Magenteil und Fuß bei *H. fusca* oft in großer Zahl entstehen.

Weder die Angabe, dass die Knospen an beliebigen Stellen entstehen, noch dass sie auf eine bestimmte Knospungszone beschränkt sind, entspricht der Wirklichkeit. Vielmehr wird die Knospung von einer Regelmäßigkeit beherrscht, welche einigermaßen an die die Blattstellung bestimmenden Regeln der Pflanzen erinnern. Zoja ist zuerst auf die einschlägigen Verhältnisse aufmerksam geworden, hat aber von ihnen eine nur unvollkommen den Tatsachen entsprechende Schilderung gegeben. Nach ihm sollen die Knospen paarweise in opponierter Stellung auftreten in der Weise, dass das jedesmal folgende Paar höher steht als das vorhergehende und zugleich im Vergleich zu ihm um 90 Grad gedreht ist. Zoja erblickt den Grund für diese Anordnung darin, dass die Knospen durch sie die günstigsten Ernährungsbedingungen finden. In seinen nicht gerade sonderlich geglückten Abbildungen zeichnet er zwischen zwei aufeinander folgenden Knospenpaaren bedeutende Abstände, so dass ein ansehnlicher Teil der Magenoberfläche von Knospen eingenommen ist. Mit diesen seinen Zeichnungen und Auseinandersetzungen tritt Zoja in Gegensatz zu den Darstellungen Ehrenberg's, Ecker's, Marshall's u. a.; insofern der italienische Zoologe die Knospen über den Magenteil einer Hydra weit zerstreut zeichnet ist seine Darstellung im Vergleich zu früheren Darstellungen als ein Rückschritt zu bezeichnen.

Bei *Hydra fusca (dioecia)* habe ich durch häufig wiederholte Beobachtung folgenden Rhythmus der Knospung feststellen können. Die Knospen entstehen einzeln, aber in ganz regelmäßigen Abständen voneinander. Ich fand diesen Abstand nie durch einen Winkel von 180° bezeichnet, wie es bei der von Ehrenberg und Zoja behaupteten opponierten Stellung der Fall sein müsste. Der Winkel betrug vielmehr wenige Grade über 120. Würde er genau 120° betragen, so müsste die vierte Knospe auf gleichen Meridian mit der ersten zu stehen kommen; anstatt dessen ist sie über diesen Punkt ca. 15° hinausgerückt.

Der zweite Punkt, der die Stellung der Knospen regelt, ist darin gegeben, dass jede nächste Knospe etwas höher steht als die vorhergehende. Die zuerst auftretende Knospe entwickelt sich nahe der Grenze von Stiel und Magen, aber noch im Bereich des dem Magen angehörigen Areals; da die nächsten beiden Knospen sich von der Grenze noch weiter entfernen, steht die vierte Knospe schon in ansehnlichem Abstand vom Anfang des Stieles.

Verbinden wir die Fußpunkte der einzelnen Knospen unter-

einander durch eine Linie, so nimmt diese die Anordnung einer Spirale an. Sind die Hydren sehr lebenskräftige Tiere und werden sie sehr reichlich gefüttert, so können bis zu acht Knospen gleichzeitig vorhanden sein. Dann ist die Spirale sehr flach gewunden, die Knospen auf einen beschränkten Raum zusammengedrängt, so dass man den Eindruck einer engbegrenzten Knospungszone erhält, von der aus ein dichtes Büschel von Knospen entspringt. Bei lange fortgesetzter Kultur nimmt offenbar die Lebensenergie der Tiere ab; daher wachsen die Abstände der Knospen; diese verteilen sich mehr über die Oberfläche der Hydra: die ihre Fußpunkte verbindende spirale Linie nimmt einen steileren Verlauf an. Wiederholt habe ich beobachtet, dass, wenn in der besprochenen Weise große Abstände zwischen den Knospen entstanden waren, in den Zwischenräumen sich neue Knospen bildeten, so dass die Knospungsregion ein ganz unregelmäßiges Bild lieferte. Sie begann am unteren Ende des Magens mit Knospen, die reif zur Ablösung waren, dann kamen ganz junge Knospenanlagen, dazwischen Knospen mittleren Alters, also schon mit Tentakeln ausgerüstete Formen, hoch oben wieder ganz junge Knospen.

Anderweitige Abnormitäten in der Knospung sind schon früher beobachtet worden; so hat schon Trembley abgebildet, dass Knospen, ehe sie sich ablösen, Tochterknospen erzeugen. Es ist ein seltenes Vorkommnis, wie daraus hervorgeht, dass ich unter den Tausenden von knospenden Hydren, die ich beobachtet hatte, nur wenige derartige Fälle habe ausfindig machen können, trotzdem ich mein Augenmerk auf sie richtete. Ein weiteres seltenes Vorkommnis ist darin gegeben, dass eine Knospe mit der Mutter in innigem Verbande verbleibt, besonders mit dem Stielteil, dass sie weiterhin den Mutterpolypen zur Seite drängt und mit ihm so gleichwertig wird. Dann entsteht das Bild der Teilung; der Stiel gabelt sich in zwei Teile, an denen man nicht mehr erkennen kann, welches die Mutter und welches die Knospe gewesen ist. Zoja hat ähnliche gegabelte Hydren beobachtet, sie aber auf Längsteilung fälschlich bezogen.

Zoja und andere Forscher haben ferner auch Querteilungen beschrieben: es soll sich eine Hydra quer durchschnüren in ein vorderes Tentakel tragendes Ende und ein oder mehrere der Tentakeln entbehrende hintere Stücke. Ich habe solche Querteilungen nie gesehen, vermute auch, dass sie normalerweise nicht vorkommen, sondern durch Schädlichkeiten herbeigeführt werden, vielleicht sogar durch Verletzungen. Laurent konnte sie künstlich erzielen, indem er Hydren mit einem feinen Haar umschlang, aber so locker, dass durch die Ligatur keine Einschnürung veranlasst wurde.

Wenn ich in meiner Schilderung der Knospenanordnung bei Hydra nicht unerheblich von der Darstellung Zoja's abweiche,

so stimme ich mit ihm in bezug auf die Erklärung der Anordnung der Knospen überein; ich komme ebenfalls zum Resultat, dass die Anordnung von der Gunst der Ernährung abhängt. Offenbar bietet der Magengrund die günstigsten Ernährungsbedingungen, daher hier die erste Knospe entsteht. Die Abstände der nächsten Knospen haben den Zweck, sie an Stellen zu versetzen, an denen die vorangegangenen Knospen ihnen keinen Abbruch taten. Daher die Zunahme der Knospendistanz bei behindertem Stoffwechsel.

Für die gegebene Deutung spricht außer einigen Beobachtungen, auf die ich erst bei Besprechung der Entwickelung der Geschlechtsorgane eingehen kann, noch eine Erscheinung, die trotz ihres auffallenden Charakters noch von keinem Beobachter hervorgehoben worden ist: dass nämlich der Ort, an welchem eine Knospe sich entwickelt, allmählich sein Aussehen verändert. Wir haben gesehen, dass der verschiedene histologische Charakter der Magenwand und des Stiels schon in der Färbung zum Ausdruck kommt; das Entoderm des Stiels ist ganz licht, das Entoderm der Magenwand trübe und bräunlich gefärbt. Die Stelle, an welcher eine Knospe heranreift, verliert allmählich ihre bräunliche Beschaffenheit und nimmt die lichte Beschaffenheit des Stieles an. Die betreffende Magenpartie wird damit zu einem Teil des Stiels umgewandelt. So kann es kommen, dass wenn die Ablösung einer Knospe sich verlangsamt, der Fußpunkt derselben sich am Stiel befindet, manchmal sogar von der Knospungszone ziemlich weit entfernt. Es ist daher vollkommen unrichtig, wenn Marshall behauptet, dass neue Knospen immer nur an Stellen entstehen, an denen früher schon andere gestanden haben. Im Gegenteil, eine Knospungsstelle wird nie wieder benutzt; vielmehr werden zur weiteren Knospung immer neue Partien des Magens herangezogen.

Aus diesen Angaben müsste man folgern, dass bei einem Tiere, welches viele Knospen schon erzeugt hat, der Stiel sich auf Kosten des Magens vergrößert. Bis zu einem gewissen Grade ist es auch in der Tat der Fall; wie mir allgemein orientierende Messungen zeigten, nimmt mit zunehmender Knospungsintensität der Stiel an Länge zu und so entstehen die riesigen Hydren, über die schon frühere Forscher berichtet haben. Genaue Messungen an einem und demselben Tier habe ich noch nicht vorgenommen, werde sie aber ausführen lassen.

Selbstverständlich geht die Vergrößerung des Stiles nicht ins Unbegrenzte vor sich, vielmehr erfährt er eine den Zuwachs allmählich kompensierende Atrophie. Wie dieselbe sich vollzieht, kann ich nicht sagen; dass sie aber vorkommt, zeigen in unzweideutigerweise die Erscheinungen bei der Bildung der Geschlechtsprodukte, auf die ich nunmehr eingehe.

Ich beginne mit der Bildung der Eier, weil dieselbe in vieler Hinsicht an die Bildung der Knospen erinnert. Die Eier entstehen,

wie von allen Forschern übereinstimmend angegeben wird, entweder ausschließlich oder doch vorwiegend in der Knospungszone. Doch kommt es auch vor, dass Eier weit hoch oben in geringer Distanz von den Tentakeln entstehen. Dies ist der Fall, wenn rasch aufeinander zahlreiche Eier gebildet werden, was vornehmlich bei rein weiblichen Individuen beobachtet wird, bei denen Brauer gleichzeitig bis zu 10 an demselben Tier zählte. Ehrenberg gibt an und Marshall stimmt ihm bei, dass die Eier nach demselben Prinzip entständen wie die Knospen, paarweis einander opponiert, bei Anwesenheit von vier Eiern somit in gekreuzter Stellung.

Die Ähnlichkeit der Ei- und Knospenbildung ist in der Tat überraschend. Wenn Hydren aus dem Stadium der Knospung zur geschlechtlichen Fortpflanzung übergehen, entsteht das erste Ei an der Stelle, an welcher sofern die Knospung weiter gegangen wäre, die nächste Knospe sich gebildet haben würde; das Ei liegt etwas höher als die letzte Knospe, aber nicht oberhalb derselben wie Ecker angibt, sondern ihr nahezu gegenüber. Das zweite Ei wiederum liegt etwas höher als das erste, und zwar ungefähr um einen Winkel von 180° von ihm getrennt, nicht wie bei den Knospen um einen kleineren Winkel. Doch möchte ich mich hierüber nicht in ganz bestimmter Weise aussprechen, da die Hydren, welche ich untersuchte, offenbar infolge ungenügender Ernährung nur sehr wenige Eier produzierten, gleichzeitig höchstens zwei. Ich kann es daher nicht bestimmt in Abrede stellen, dass bei reicher Ernährung die Abstände genau wie bei den Knospen bemessen sein würden. Ich halte es aber nicht für wahrscheinlich. Bekanntlich lagern die in Entwickelung begriffenen Eier wie riesige Amoeben im Entoderm. Die lappigen Fortsätze zweier in der Entwickelung aufeinander folgenden Eier sind beiderseits einander fast bis zur Berührung genähert, so dass wohl kaum ein drittes Ei dazwischen Platz finden würde.

In zwei Fällen habe ich beobachtet, dass nach der Eiproduktion die Hydra wieder zur Knospung zurückkehrte. Dann lag die neue Knospe höher als das letzte Ei, in der entgegengesetzten Hälfte der Hydra, also da wo das nächste Ei zu erwarten gewesen wäre. Knospen und Eier würden somit eine fortlaufende Reihe von Fortpflanzungskörpern darstellen, welche mit Knospen beginnt, zu Eiern übergeht und wieder zu Knospen zurückkehrt. Man könnte daraus, wie es auch geschehen ist, auf eine Homologie von Eiern und Knospen einen Rückschluss machen. Ich halte eine derartige Auffassung für vollkommen verfehlt. Die Eier für Gebilde zu halten, die den Knospen homolog sind, würde darauf hinauslaufen, anzunehmen, dass sie ursprünglich an Knospen also an sporosarcartigen Auswüchsen entstanden seien und dass ihr Entstehungsrythmus somit auf dem Umweg früher durchlaufener phylogenetischer Zustände zu erklären sei. Nach meiner Ansicht

lässt der oben geschilderte Entstehungsrhythmus nur eine direkte physiologische Erklärung zu; er ist die unmittelbare Folge ähnlicher Ernährungsbedingungen, wie sie für die Lokalisation bei der Bildung der Knospen maßgebend sind. Die Entwickelung eines Eies erfordert ungefähr gleiche Intensität der Ernährung wie die Entwickelung einer Knospe; daher entsteht das Ei möglichst tief am Magen, resp. in bestimmtem Abstand von einer vorhandenen Knospe oder einem vorhandenen Ei. In dieser Hinsicht unterscheidet sich die Eibildung ganz erheblich von der Bildung der Hodenbläschen, von denen jedes einzelne unter allen Umständen kleiner ist als eine Ovarialanlage oder eine Knospenanlage, in seiner Größe außerdem bis zu geringfügigen Dimensionen abgestuft werden kann und daher nicht in gleichem Maß lokalisierte intensive Ernährung verlangt.

Die Bildung der Hodenbläschen kann, wie alle früheren Autoren, welche sich mit dem Gegenstand beschäftigt haben, einmütig berichten, bei rein männlichen Individuen in der ganzen Ausdehnung des Magenraumes erfolgen; doch ist das obere Drittel des Magens bevorzugt. Hier beginnt die keimbereitende Region in größerer oder geringerer Entfernung vom Tentakelkranz; sofern nur wenige Hodenbläschen entwickelt werden, findet man sie daher hoch oben am Magen. Sind Hoden und Eier gleichzeitig vorhanden, so besteht die Tendenz im oberen Abschnitt des Magens Hoden, im unteren Eier auszubilden. Doch dringen sehr häufig die Hodenbläschen nach abwärts zwischen die Ovarialanlagen vor. Ähnliches tritt bei Hydren ein, welche in Knospung begriffen sind und nun zur Hodenentwickelung übergehen. Liegen günstige Ernährungsverhältnisse vor, so werden die Hodenbläschen so reichlich erzeugt, dass sie bis in die Knospungszone, zwischen die Basen der Knospen vordringen. Kommt es doch vor, dass eine Hydra von den Tentakeln bis zum Anfang des Stiels mit 50—60 Hodenbläschen so dicht bedeckt ist, dass diese fast zusammenfließen und das Ektoderm zu einer dicken, gelblich weißen, schwach höckerigen Masse angeschwollen ist.

Die folgenden Angaben über die Bedingungen, unter denen die männlichen Geschlechtsorgane entstehen, stützen sich hauptsächlich auf die umfassenden Untersuchungen, welche im verflossenen Winter von Herrn Apotheker Krapfenbauer unter meiner Leitung an einem nach vielen Tausenden von Individuen zählenden Material von *H. fusca* (*H. dioecia* Downing) angestellt worden sind und noch jetzt von ihm fortgesetzt werden.

Das gesamte Material stammte, wie schon erwähnt wurde, von sechs Hydren ab, die im November im Freien eingefangen waren, um das für den zoologischen Kurs nötige Material zu liefern. Die ganz erstaunliche Vermehrung der Tiere war einer sehr rationellen und reichlichen Fütterung mit Daphniden zu verdanken. Die

Hauptkultur wurde in vielen Gläsern im Zimmer geführt bei einer Temperatur, die zwischen 14° C. (Nachts) und 18° C. (Tags, wenn die Zentralheizung in Gang gesetzt war) schwankte. Wiederholt wurden Kulturen abgezweigt, Hungerkulturen bei Zimmertemperatur, Hunger- und Futterkulturen bei Wärme (22°, später 25°) und Hunger- und Futterkulturen bei Kälte (8—10°, selten weniger oder mehr). Geschlechtsentwickelung trat nur bei den Kältekulturen ein, und zwar sowohl bei den Futter- wie Hungerkulturen; ferner bildeten sich ausschließlich männliche Tiere aus. Der Unterschied zwischen den hungernden und den mit Futter versorgten Kältekulturen beschränkte sich auf den Grad der Hodenbildung. Bei einem nicht geringen Teil der gefütterten Hydren war die Hodenentwickelung so stürmisch und ging mit so schweren Schädigungen des Gesamtorganismus einher, dass die Tiere abstarben, ehe die völlige Ausreife der Geschlechtsprodukte erreicht war. Bei den meisten in die Geschlechtstätigkeit eintretenden Tieren war der Körper zwar auch enorm mit Geschlechtsprodukten überladen, aber dieselben gelangten zur Ausreife, und die Tiere blieben am Leben. Bei den Tieren der Hungerkultur hielt sich die Hodenproduktion stets in normalen Grenzen, so dass die Hodenbläschen voneinander durch einen Zwischenraum getrennt blieben. Oder es waren überhaupt nur wenige Hodenbläschen vorhanden, in zwei Fällen z. B. jedesmal nur zwei. Geringe Zahlen der Hodenbläschen waren für Tiere charakteristisch, bei denen die Geschlechtsreife erst spät nach dem Übertragen in Kälte und Hunger eingetreten war, bei denen offenbar das aus der vorhergegangenen Futterperiode stammende Reservematerial an Nahrung ziemlich aufgebraucht war, so dass die zum Hodenwachstum nötigen Stoffe fehlten.

Sehr häufig, namentlich in den Futterkulturen ließ sich feststellen, dass Hydren, welche in lebhafter Knospung begriffen waren, zur Entwickelung von Hoden übergingen. In keinem einzigen Fall trat dann die Hodenentwickelung an den Knospen ein, stets nur an dem Muttertier. Es ist daher ganz unverständlich, wie Downing zu der Behauptung hat kommen können, „dass soweit er habe beobachten können, die Sexualorgane an den Knospen, nicht an dem Muttertier entstanden, wenn sie an einem knospenden Tiere zur Entwickelung gelangten.“ Diese Behauptung steht auch mit den Angaben früherer Forscher in Widerspruch. So hebt Ecker es als eine Ausnahme hervor, dass er einmal „eine noch als Knospe an der Mutter sitzende junge Hydra schon mit zwei Samenkapseln versehen gefunden habe.“

Werden Hydren, welche geschlechtsreif geworden waren, fortgefüttert, oder wenn es sich um Hungerkulturen handelte, neu mit Nahrung versehen, so beginnt, nachdem die Hodenbläschen herangereift sind, die Knospung abermals zu erwachen. Die Knospen

bilden sich am lebhaftesten, wenn man das Versuchsmaterial wieder in die Temperatur eines mäßig geheizten Zimmers zurückversetzt; sie bleiben aber auch bei fortgesetzter Kältekultur nicht aus. Es bilden sich dann die „bourgeons exceptionels de la deuxieme sorte" Laurent's. Laurent schreibt diesen Knospen eine unregelmäßige Anordnung zu und lässt sie im Gegensatz zu Trembley, der den Ort der Entstehung zwischen die Hodenfollikel verlegte, aus diesen hervorgehen, indem er behauptete, dass die braune Innenschicht (das Entoderm der modernen Zoologie) in die Hodenbläschen hineinwüchse. Laurent deutete die Hodenbläschen damals noch als einen Ausschlag, dessen Reiz die Knospung auslöse.

Beide Angaben Laurent's, sowohl die bezüglich der irregulären Anordnung der Knospen als auch die bezüglich ihrer Entstehung aus Hodenbläschen, sind falsch. Die Knospen bilden sich zwischen den Hodenbläschen, und zwar in derselben Aufeinanderfolge, wie die Knospen in der normalen Knospungszone. Man gewinnt eine richtige Vorstellung von ihrer Anordnung, wenn man annimmt eine Knospungszone sei von der gewöhnlichen Gegend ihrer Entstehung oralwärts verschoben, so dass sie anstatt am unteren Ende des Magens auf halber Höhe desselben gelegen ist. Unterhalb dieser dominierenden Knospenzone kann sich noch eine zweite entwickeln, welche schon mehr in die Gegend der normalen Knospung fällt. Immerhin liegt auch die zweite Knospungszone oberhalb des unteren Randes der Hodenentwickelung. Letzterer verschiebt sich übrigens in ähnlicher Weise, wie ich es oben für den unteren Rand der Knospungszone auseinandergesetzt habe, indem eine Entleerung, vielleicht auch Rückbildung der Hodenbläschen eintritt und gleichzeitig ursprüngliches Magengewebe in Stielgewebe umgewandelt wird. Dabei wird unzweifelhaft Stielgewebe rückgebildet, wie ja auch im Verlauf der Knospung die Verlängerung des Stiels an seinem oberen Ende durch teilweise Resorption kompensiert wird. Aus der verschiedenen Art, in der die drei hervorgehobenen Vorgänge: Rückbildung der Hodenbläschen, Umwandlung von Magengewebe in Stielgewebe, Reduktion des letzteren, ineinander greifen, erklären sich einige auffallende Erscheinungen: 1. dass gelegentlich bei Hydren, die den Höhepunkt der Geschlechtsreife passiert haben, Reste von Hodenbläschen getrennt von der Hauptmasse des Hodens isoliert im Ektoderm des Stiels liegen, während doch Hodenanlagen niemals am Stiel gebildet werden, ebensowenig als es für Knospen beobachtet wird; 2. dass männliche Hydren vorkommen, bei denen die Hodenfollikel und die eigentümliche bräunliche Färbung des Magens nahe der Befestigungsstelle beginnt, so dass ein Stiel fehlt oder nahezu fehlt.

Ich begnüge mich mit diesen kurzen Bemerkungen über die geschlechtliche Differenzierung der Hydren und die durch sie be-

dingte Abänderung des Knospungsprozesses, da Herr Krapfenbauer die einschlägigen Beobachtungen und Experimente genauer schildern wird; ich gehe nur noch auf einige Literaturangaben ein und schließe einige theoretische Betrachtungen an.

Was die experimentelle Beeinflussung der Geschlechtsentwickelung der Hydren anlangt, so hat Nussbaum vor längerer Zeit auseinandergesetzt, dass die Geschlechtsbestimmung durch äußere Einflüsse bewirkt werde, und zwar durch verschiedene Ernährung. Während reiche Fütterung die Bildung von Eiern veranlasse, werde die Hodenproduktion durch schlechtere Ernährung herbeigeführt. Mir ist diese Behauptung immer höchst unwahrscheinlich vorgekommen, obwohl sie von Nussbaum, wie Oskar Schultze erst kürzlich auf Grund brieflicher Erkundigungen mitteilen konnte, auch in neuesten Zeit aufrecht erhalten wird; sie war mir unwahrscheinlich, weil mit ihr unvereinbar ist, dass Hydren so häufig, ja man kann sagen, in der Regel hermaphrodit sind. Auch ist es ja bekannt, dass gute Fütterung Veranlassung der Vermehrung durch Knospen ist. Für die sexuelle Differenzierung der Hydren müssen nach meiner Ansicht viel kompliziertere Verhältnisse maßgebend sein. Verhältnisse, an denen die wechselnden Organisationszustände der Tiere einen großen Anteil haben. In meinen Zweifeln an der Richtigkeit der Nussbaum'schen Ansichten wurde ich durch die orientierenden Versuche im Winter 1904/05 bestärkt, welche ergaben, dass je nach der Zucht sowohl hungernde wie futternde Hydren, sei es Eier, sei es Hoden produzierten. Bezüglich der Hodenbildung haben die Untersuchungen des Herrn Krapfenbauer jeden Zweifel beseitigt. Von einem vollkommen gleichartigen Hydrenmaterial erzeugte der im Zimmer gehaltene Teil, mochte er weiter gefüttert werden oder bis zur Inanition hungern, weder Eier noch Hoden; der Teil welcher in kühle Temperatur versetzt wurde — es genügte eine Differenz von 8° C. — lieferte einen großen Prozentsatz männlicher Tiere. Alle Versuche gelangen mit einer so großen Sicherheit, dass es ganz unverständlich ist, wie Downing, welcher ebenfalls mit Erniedrigung der Temperaturen experimentierte, trotz der großen Zahl von 50 mannigfach variierten Experimenten nur Fehlerfolge erzielte. Leider macht Downing nur sehr fragmentarische Angaben; es lässt sich daher nicht entnehmen, ob er vielleicht mit der Temperatur nicht genügend heruntergegangen war. Es wäre auch denkbar und müsste an frisch aus den Schalen ausgekrochenen Tieren methodisch geprüft werden, dass Hydren erst durch fortgesetzte Kultur eine gewisse „Reife" erreicht haben müssen, ehe das Kälteexperiment zu positiven Resultaten führt.

Aus den Krapfenbauer'schen Zuchten können wir mit Sicherheit den Schluss ziehen, dass die viele Wochen in Futterkultur

gehaltenen Tiere, welche beim Übertragen in die Kälte geschlechtsreif wurden, beim Verbleiben im Zimmer keine Hoden entwickelt haben würden; wir können ferner behaupten, dass Hunger oder Futter auf Geschlechtsbildung nur insoweit einwirkt, als das eine Mal wenig, das andere Mal viel Hodenmaterial erzeugt wird. Wer einmal gesehen hat, welch riesiges Zellmaterial selbst bei schwacher Hodenproduktion im Ektoderm einer Hydra zur Ausbildung gelangt, dem wird ohne weiteres klar, dass auch bei hungernden Tieren die Bildung von Hoden nur dann möglich ist, wenn durch vorangegangene reiche Ernährung in den Geweben noch viel Nahrungsreserve aufgestapelt ist, welche zur Verwendung gelangen kann. Wenn der zur Hodenentwickelung nötige Zustand der Hydra erst nach längerer Dauer von Kälte und Hunger erreicht wird, dann kommt es zur Bildung weniger ganz rudimentärer Hodenanschwellungen, eben von Anschwellungen von einer Größe, wie es der reduzierte Zustand der Nahrungsreserve gestattet. Andererseits verhindert reicher Nahrungszufluss nicht die Hodenbildung, sondern steigert sie zu exzessiver Höhe. Was darüber entscheidet, ob vorhandenes Nahrungsmaterial zu Knospen, Eiern oder Hoden verwandt wird, hängt somit ausschließlich von der Art, in welcher die Nahrung an die Körperzellen verteilt wird, ab. Bei der primitiven Organisation einer Hydra, welcher, wenn wir von der differenten Beschaffenheit von Stiel, Magen und Tentakeln absehen, besondere, verschiedenartige Verteilung der Nahrung ermöglichende Einrichtungen fehlen, kann die Verteilung der Nahrung nur aus dem Aufnahmebedürfnis und der Aufnahmefähigkeit der einzelnen den Körper zusammensetzenden Zellarten erklärt werden.

Wir können uns über diesen für das Sexualitätsproblem nicht unwichtigen Punkt eine präzisere Vorstellung bilden, wenn wir von den oben hervorgehobenen Gesichtspunkten aus die Vorgänge analysieren, welche einerseits der Knospung, andererseits der Geschlechtsbildung zugrunde liegen, und wenn wir diese Vorgänge von analogen besser bekannten Vorgängen des Zellenlebens aus zu verstehen suchen.

Zur Knospung ist nötig, dass die Zellen einer bestimmten Körperstelle in ihrer Gesamtheit die Fähigkeit der Ernährung, des Wachstums und der Teilung besitzen. Es müssen sich die Zellen des Entoderms und die Epithelzellen und interstitiellen Zellen des Ektoderms teilen können. Anders liegen die Verhältnisse bei der Bildung von Hoden und Ovarien. Hier unterbleibt die Vermehrung der der Nährquelle benachbarten Entodermzellen, dagegen geraten die interstitiellen Zellen des Ektoderms in Wucherung. Aus diesen Betrachtungen ergibt sich als notwendige Vorbedingung für die Geschlechtsentwickelung, dass trotz vorhandenen Nährmaterials die epithelialen Elemente des Entoderms und Ektoderms ihre Fähigkeit zu wachsen

und sich zu teilen verloren haben müssen, während die interstitiellen Zellen diese Fähigkeiten noch besitzen.

Wir kennen nun in der Natur Fälle, in denen die Zellvermehrung darniederliegt, auch wenn die Vorbedingung zur Ernährung, das nötige Nährmaterial gegeben ist. Das sind die Depressionszustände der Protozoen, Zustände bei denen die zur Teilung nötige Wechselwirkung von Kern und Protoplasma nicht vorhanden ist, weil das Größenverhältnis beider zueinander, das was ich „Kernplasmarelation" genannt habe, in ungünstiger Weise verschoben ist. Solche Depressionszustände werden durch langdauernde Futterkultur herbeigeführt; ihr Eintreten wird ferner durch Erniedrigung der Temperatur begünstigt. Ich erkläre mir somit die zur Geschlechtsbildung nötige Verschiebung der Ernährungsbedingungen aus einer verschiedenen Kernplasmarelation der entodermalen und ektodermalen Epithelzellen einerseits und der interstitiellen Zellen andererseits. Während jene bis sie sich den veränderten Bedingungen akkomodiert haben, durch die kombinierte Wirkung lang fortgesetzter Kultur und dazu hinzutretender Temperaturabnahme in Depression versetzt werden, werden diese zu gesteigerter Tätigkeit veranlasst, weil ihnen nun alles Nährmaterial allein zur Verfügung steht. Die Menge des vorhandenen Nährmaterials entscheidet dann, ob viele Hodenfollikel gebildet werden oder nicht.

In den von Herrn Krapfenbauer geführten Kulturen ist es immer nur zur Entwickelung von Hoden gekommen, niemals von Eiern. Es fragt sich nun, sind die Ursachen zu diesem einseitigen Erfolg der Versuche in der Beschaffenheit des Materials oder in der Art des Experimentierens gegeben? Diese Frage kann nur durch fortgesetzte Untersuchungen entschieden werden, vor allem durch Untersuchung von neu aus der Natur bezogenem Material. Es wäre denkbar, dass die wenigen Individuen, von denen das zu den Experimenten verwandte Material abstammte, sich in einem Zustand befand, welcher nur noch die Entwickelung nach der männlichen Richtung erlaubte, sei es, dass es sich in der Tat um Repräsentanten einer geschlechtlich differenzierten Art im Sinne Downing's, einer *H. dioecia*, handelte, sei es, dass schon vor Beginn der Zimmerkultur im Freien geschlechtsbestimmende Einflüsse eingewirkt hatten, was gerade nicht sehr wahrscheinlich ist. Was die zweite oben erörterte Möglichkeit, die Art des Experimentierens, anlangt, so wäre denkbar, dass die Experimente über Geschlechtsbestimmung zu spät begonnen wurden und erst zu einer Zeit einsetzten, in welcher die Erzeugung von Eiern durch die vorausgegangene Kultur unmöglich gemacht worden war, oder dass der richtige Weg des Experimentierens von uns nicht gefunden wurde. Wir dürfen ja nicht verkennen, dass Eier und Hoden sich nicht unerheblich verschieden verhalten, sowohl rücksichtlich des Orts

der Entstehung und der damit gegebenen Ernährungsbedingungen als auch rücksichtlich ihres histogenetischen Charakters. Wenn es auch möglich ist, dass ein und dieselbe Region der ektodermalen Magenwand sowohl Hoden als Eier liefert, so geschieht das doch auch bei hermaphroditen Tieren nur bei sehr reichlicher Ausbildung der Geschlechtszellen. Im allgemeinen besteht der Unterschied, dass am oberen Magenende die Ernährungsbedingungen günstiger für Hoden sind, am unteren Ende günstiger für Eier. Es muss also eine durch lokale Verhältnisse bedingte verschiedene Regulierung der Ernährung vorliegen, die trotz einer bestimmten Beschaffenheit des Gesamtorganismus verschiedene Erfolge zeitigt.

Die Unterschiede in der Histogenese sind sehr frühzeitig zu erkennen. Nach meinen mit den Angaben Downing's übereinstimmenden Erfahrungen entsteht das Hodengewebe direkt durch Wucherung der interstitiellen Zellen. Im Ovar liegen die Verhältnisse anders. Hier wachsen die durch Wucherung vermehrten interstitiellen Zellen zu einer Größe heran, wie sie bei der Bildung von Hodengewebe nicht erreicht wird. Von diesen vergrößerten Zellen wächst dann eine zum Ei heran, während die anderen in ähnlicher Weise, wie es neuerdings v. Malsen für *Dinophilus apatris* gezeigt hat, als Nährzellen absorbiert werden. Man könnte aus diesen an die Stelle von Zellteilung tretenden Zellvergrößerungen und aus den anschließenden degenerativen Vorgängen des größten Teils der Eikeime schließen, dass die zur Eiproduktion verwandten Zellen zurzeit der Geschlechtsbestimmung schon eine zu Depressionszuständen überleitende Veränderung erfahren haben müssen. Hierin würde man Anklänge an die die Knospung verhindernden Zellveränderungen zu erblicken haben, wozu man um so eher Veranlassung hat, wenn man sich in Erinnerung ruft, dass Ei- und Knospenbildung etwas Analoges besitzen, sowohl was den Ort ihrer Entstehung als das Prinzip ihrer Verteilung über die Körperoberfläche anlangt, während in beiderlei Hinsicht die Genese der Hodenbläschen sich ganz anders verhält.

Ich habe im vorhergehenden Nutzanwendung von meinen an Protozoen gemachten Erfahrungen auf die vielzellige Organisation einer Hydra gemacht; ich möchte die Berechtigung dieses Verfahrens durch einige weitere Beobachtungen über die Lebensprozesse von Hydra erweisen.

Die Fragestellungen, welche mir eine intensive Untersuchung des Süßwasserpolypen wünschenswert erscheinen ließen, beziehen sich nicht auf das Sexualitätsproblem allein, sondern auch auf die Veränderungen, welche das Zellenleben erfährt, wenn die einzellige Organisation der Protozoen durch Vielzelligkeit ersetzt wird. In einer in der Festschrift für E. Haeckel erschienenen Abhandlung betitelt: Über physiologische Degeneration von Aktino-

sphärium Eichhorni" bin ich auf die großen Unterschiede im Zellenleben, welche zwischen einzelligen und vielzelligen Organismen bestehen, zu sprechen gekommen und habe um diese Unterschiede klar zum Ausdruck zu bringen, die Bezeichnungen „cytotypisches" und „organotypisches" Zellenwachstum eingeführt. Unter cytotypischem Wachstum verstehe ich ein Zellenwachstum, für dessen Ablauf nur die Lebensbedingungen der einzelnen Zelle maßgebend sind, welches zwar durch äußere Einflüsse, Einflüsse chemischer, thermischer, mechanischer Natur modifiziert werden kann, welches der Hauptsache nach aber aus den Wechselwirkungen der Zellbestandteile, von Kern und Protoplasma, resultiert. Das Wesen des organotypischen Wachstums dagegen erblicke ich darin, dass die Zelle in ihren Lebenserscheinungen einer höheren Einheit, dem aus vielen Zellen bestehenden Organ oder gar dem aus vielen Organen aufgebauten Organismus, untergeordnet ist, dass sie nicht mehr wächst und sich vermehrt, wie es der Zelle als solcher konform sein würde, sondern wie es die Bedürfnisse des Zellenstaats erfordern.

Einzellige Organismen — bis zu einem gewissen Grade auch die Lymphocyten der mit Blut und Lymphe versehenen Tiere sowie die Embryonalzellen — besitzen das cytotypische Wachstum: sie ernähren und vermehren sich, solange als ihnen Nahrung zur Verfügung steht, und solange das für die Lebensfunktionen nötige Normalverhältnis von Kern und Protoplasma gewahrt ist und beide Teile lebenskräftig sind. Ein Stillstand der Vermehrung tritt nur ein, wenn Störungen im Haushalt der Zelle, die der Reparation bedürfen, eingetreten sind. Es sind dies die von Calkins und mir beschriebenen Depressionszustände der Protozoen, Zustände, in denen die Zelle ihr Assimilationsvermögen und damit die Vorbedingungen für Wachstum und Vermehrung verloren hat, die durch übermäßiges Anwachsen der Kernmasse charakterisiert sind und nur dadurch überwunden werden können, dass die Zelle eine Reorganisation erfährt, sei es durch Kernverkleinerung, sei es durch Befruchtung, sei es durch die ebenfalls durch teilweise Kernresorption zur Reorganisation führende Encystierung.

Charakteristische Beispiele für organotypisches Wachstum sind die Zellen ausgewachsener höherer Tiere. Wenn ein Organismus nicht mehr wächst, auch wenn man ihm noch so günstige Nahrungsbedingungen bietet, so beruht dieser Stillstand auf dem Unvermögen der Zellen, sich zu vermehren. Nur an Stellen, an denen bei den Lebensfunktionen des Organismus Zellen zugrunde gehen, wie z. B. in der Epidermis, treten Regenerationsvorgänge auf, welche ja im wesentlichen auf einer Erneuerung der Fähigkeiten der Zellen zu cytotypischem Wachstum beruhen.

Zwischen Organismen mit rein cytotypischem und solchen mit

rein organotypischem Wachstum gibt es alle Übergänge. Jedes höher organisierte Tier durchläuft diese Übergänge, indem die Embryonalzellen bei zunehmender histologischer Differenzierung immer mehr von ihrer zunächst unbeschränkten Teilfähigkeit einbüßen. Desgleichen gibt es zwischen cytotypischem und organotypischem Wachstum vergleichend anatomische Übergänge; dieselben sind durch Tiere gegeben, bei denen es zu keiner völligen Einschränkung der Zellteilung kommt, weil entweder die Tiere kein begrenztes Körperwachstum haben, oder weil sie die Fähigkeit zu ungeschlechtlicher Fortpflanzung besitzen, bei welcher der Überschuss an Nahrung zur Bildung von Knospen verwandt wird.

Endlich kommt ja auch bei höher organisierten, ausgewachsenen Tieren Rückkehr zum cytotypischem Wachstum und nach einiger Zeit Wiederherstellung des organotypischen Wachstums, also Umformung des einen Wachstums in das andere, vor, wenn durch Reizung, Entzündung oder Defekte regenerative Prozesse ausgelöst werden. Auch die Neubildungen, die gut- und bösartigen Geschwülste, beruhen, wie ich in der oben zitierten Schrift auseinandersetzte, auf einer mehr oder minder ausgeprägten Rückkehr der Zellen vom organotypischen Wachstum zum cytotypischen. Indem ich auf die Besprechung der letzterwähnten Vorgänge einging, habe ich versucht nachzuweisen, dass viele Erscheinungen der Geschwülste aus dem Wesen des cytotypischen Wachstums heraus sich erklären lassen; die merkwürdige Mischung von degenerativen Erscheinungen und unbegrenzten Wucherungsprozessen erinnert an die mit Depressionszuständen alternierenden rapiden Vermehrungen der Protozoen.

Unter diesen Verhältnissen hielt ich es für wünschenswert nachzuforschen, inwieweit sich auch bei niederen Metazoen, d. h. solchen Formen, die ein scheinbar unbegrenztes Wachstum in der ungeschlechtlichen Fortpflanzung besitzen, Anklänge an die Lebenserscheinungen von Protozoen nachweisen lassen. Hierin war für mich eine weitere Veranlassung gegeben, die Vermehrung von Süßwasserpolypen, Naideen etc., teils selbst zu untersuchen, teils untersuchen zu lassen.

Bei Hydra gibt es nun in der Tat ein Gegenstück zu den Depressionszuständen der Protozoen. Ich habe oben schon versucht, das Aufhören der Knospung und den Übergang zur geschlechtlichen Fortpflanzung auf partielle Depressionszustände der Körperzellen zurückzuführen. Ich möchte hier noch auf Erscheinungen eingehen, welche die Merkmale typischer Depression noch viel ausgeprägter und ganz unzweifelhaft erkennen lassen.

Im Winter 1904/05 kultivierte ich Süßwasserpolypen (*H. fusca*), welche schon eine lebhafte Vermehrungsperiode hinter sich hatten, bei reichlichem Futter. Zunächst gedieh die Kultur vorzüglich.

Bald aber trat ein Zustand ein, auf dem die Tiere vollkommen unfähig waren sich zu ernähren; sie schrumpften zusammen, wurden intensiv braun, hatten ein stark verdicktes Ektoderm, an den Enden knotig aufgetriebene Tentakeln. Letztere wurden allmählich eingezogen, schließlich gingen die Tiere ganz zugrunde. Soweit meine Untersuchungen reichen, sind die Kerne der in „Depression" befindlichen Tiere enorm chromatinreich und vergrößert. Die Zellen zeigen eine Tendenz zur Verschmelzung. In einem Falle waren alle Entodermzellen zu einer einzigen syncytialen Masse zusammengeflossen. Da auch das Gastrallumen zum größten Teil geschwunden war, resultierte ein Bild, welches außerordentlich an den Darm acoeler Turbellarien erinnerte, bei denen ja auch das Entoderm ein einziges riesiges Syncytium ist, welches die Nahrungsballen ganz nach Art eines Plasmodiums umschließt. Man muss ja vorsichtig sein, offenkundig pathologische Zustände mit normalen Vorkommnissen zu vergleichen. Immerhin legt der Befund die Vermutung nahe, dass bei acoelen Turbellarien ein für Hydra abnormer Zustand zum normalen geworden ist, was es sehr unwahrscheinlich macht, dass die „Acoelie" der Turbellarien als ein primitiver Zustand angesehen werden kann.

Die hochgradigen Veränderungen der Hydren, welche ich soeben als Konsequenz einer forzierten Kultur geschildert habe, sind wohl schwerlich durch geeignete Kultur rückgängig zu machen, was ja bei Protozoen in Depression, wenn auch nicht bei allen Individuen, so doch bei einem Teil gelingt. Depressionen geringeren Grades können dagegen, wie Herr Krapfenbauer zeigen wird, rückgängig gemacht werden. Jedenfalls ist jetzt schon eine gewisse Analogie zu den Depressionszuständen der Protozoen nicht zu verkennen.

Und noch nach einer anderen Richtung ist die Analogie durchführbar. Ich habe gezeigt, dass in der Zeit, in welcher Depressionszustände sich vorbereiten, die Neigung zu Befruchtungsvorgängen bei Protozoen gesteigert ist. Ein Zusammentreffen von geschlechtlicher Fortpflanzung und Neigung zu Depression ist auch bei Hydra unverkennbar. Frühere Forscher haben darauf aufmerksam gemacht, dass die Entwickelung der Geschlechtsorgane die Hydren konsumiere, so dass sie nach dem Verlauf der Geschlechtstätigkeit absterben. Wir müssen bei der Beurteilung dieses Satzes die Vorkommnisse, auf die er sich stützt, und die Deutung, welche diesen Vorkommnissen gegeben werden, auseinanderhalten. Es ist richtig, dass Hydren nach der geschlechtlichen Fortpflanzung oft zugrunde gehen. In diesem Herbst wurden zu Kurszwecken zahlreiche Hydren (*H. grisea*) kultiviert; dieselben entwickelten einen hermophroditen Geschlechtsapparat und schwanden dann in kurzer Zeit hin, trotz aller Versuche, sie durch Fütterung zur Vermehrung zu bringen. Ich habe ferner weibliche Hydren, welche ihre Eier abgelegt hatten, vor $1^1/_2$ Jahren

zu züchten versucht; ich konnte sie auch einige Wochen am Leben erhalten, aber ich konnte sie nicht wieder zur Knospung bringen; schließlich starb die Kultur aus. Da ich jedoch in wenigen Fällen weibliche Hydren (cfr. oben S. 20) Knospen produzieren sah, da ferner männliche Hydren mit „exzeptionellen Knospen“ (vgl. S. 13) schon oft beobachtet worden sind, bedürfen die einschlägigen Verhältnisse genauerer Untersuchung. Dieselbe wird aber an dem — wie mir scheint, jetzt schon gesicherten — Resultat nichts ändern, dass in die Zeit der Geschlechtstätigkeit eine große Sterblichkeit fällt. Dagegen halte ich die Deutung, dass erstere die letztere verursacht, für falsch; ich bin vielmehr der Ansicht, dass beide durch eine gemeinsame Ursache bedingt sind. Und diese Ursache erblicke ich in einer Depression des Organismus. Dieselbe Veränderung im Gleichmaß der Organisation, welche die Bildung der Geschlechtsorgane begünstigt, ist auch Ursache, dass die Hydren eine Tendenz zeigen abzusterben.

Fortgesetzte Kulturen werden zu entscheiden haben, welchen Anteil an diesen die Geschlechtsbildung begünstigenden Depressionszuständen lang fortgesetzte Kultur oder äußere Temperatureinflüsse oder Nahrungsentziehung haben. Wahrscheinlich wird sich dabei herausstellen, dass allen diesen Faktoren ein gewisser Einfluss zukommt, wenn auch vielleicht dem einen oder anderen nur ein unbedeutender, wie es nach den mitgeteilten Untersuchungen bezüglich des Hungereinflusses auf die Ausbildung von Hoden offenbar zutrifft. Wahrscheinlich wird sich für die Entscheidung, ob eine hermaphrodite, eine rein weibliche oder eine rein männliche Geschlechtsbestimmung eintreten wird, das Zusammenwirken verschiedener Faktoren als notwendig herausstellen. Die verschiedene Abstufung der Intensität, in welcher die genannten Faktoren wirken, wird voraussichtlich entscheiden, welche Form der Sexualität dabei gewählt wird.

G. Asper, Über die Hydra der Limmat. Vierteljahrschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich, 24. Jahrg., 1. Heft. 1879.

—, Beiträge zur Kenntnis der Tiefseefauna der Schweizer Seen. Zool. Anz., III. Jahrg., S. 200. 1880.

Calkins, Gary, Studies on the Life history of Protozoa I, The life cycle of Paramaecium caudatum. Archiv f. Entwickl. mech. Bd. 15. 1902. IV. Death of the A series of Paramaecium. Journ. of Exper. Zool. Bd. I. 1904.

E. R. Downing, The spermatogenesis of Hydra. Zool. Jahrb., Abteil. für Ontog. u. Anat. der Tiere. Bd. 21, S. 379—426 mit 3 Tfln. 1905.

Yves Delage, Traité de Zoologie concrète Bd. II. 1899.

Al. Ecker, Entwickelungsgeschichte des grünen Armpolypen. Freiburg 1853.

Ehrenberg, Über das Massenverhältnis der jetzt lebenden Kieselinfusorien etc. Physik. Abhandl. d. k. Akad. d. Wissensch. Berlin 1836. Ersch. 1838.

M. Greenwood, Digestion in Hydra. The Journal of Physiology Bd. 8, S. 317—344, mit 2 Tafeln. 1888.

W. Haacke, Zur Speziesunterscheidung in der Gattung Hydra. Zool. Anz., 2. Jahrg. 1879, Nr. 43.
W. Haacke, Zur Blastologie der Gattung Hydra. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 14. 1880.
R. Hertwig, Was veranlasst die Befruchtung bei Protozoen? Sitzber. Gesellsch. f. Morph. u. Phys. in München. Jahrg. 1899.
—, Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Ebenda, Jahrg. 1903.
—, Über physiologische Degeneration bei Aktinosphärium Eichhorni. Nebst Bemerkungen zur Ätiologie der Geschwülste. Festschrift für E. Haeckel. Jena 1904.
Carl Jickeli, Über Hydra. Zool. Anz., o. Jahrg., S. 491. 1882.
—, Der Bau der Hydroidpolypen. Morph. Jahrb., Bd. VIII. 1883.
N. Kleinenberg, Hydra. Eine anatomisch-entwickelungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872.
Laurent, Zoophytologie in: Vaillant, Voyage autour du monde sur la Bonite. Nouvelles Recherches sur l'Hydre. Paris 1844.
W. Marshall, Über einige Lebenserscheinungen der Süßwasserpolypen und über eine neue Form der Hydra viridis. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXVII. 1882.
M. Nussbaum, Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. II. Beiträge zur Naturgeschichte der Genus Hydra. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887.
—, Die Geschlechtsentwickelung bei Polypen. Sitzber. der Niederrhein. Gesellsch. für Natur- und Heilkunde zu Bonn. Jahr 1892.
—, Die Entstehung des Geschlechts bei Hydatina senta. Arch. f. mikros. Anat. Bd. 49. 1897.
—, Zur Parthenogenese bei Schmetterlingen. Ebenda Bd. 53. 1898.
Pallas, Elenchus Zoophytorum. Hagae Comitum 1766.
A. J. Rösel von Rosenhof, Insektenbelustigung. Teil III. Nürnberg 1755.
Oskar Schultze, Zur Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen. Arch. für mik. Anat. Bd. 63, S. 197—257. 1903.
A. Trembley, Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de Polypes d'eau douce. 1744.
Carl Vogt et Emile Yung, Traité d'anatomie comparée practique. Paris 1888.
Zoja, Raffaele, Alcune Ricerche morphologiche e fisiologiche sull' Hydrae. Pavia 1890.

Über einige Beziehungen zwischen Vererbung und Variation.

Von Dr. J. Groß.
(Aus dem zoologischen Institut zu Gießen.)

(Fortsetzung.)

Standfuß (1896) erhielt bei Paarung normaler Stücke der Nonne (*Psilma monacha*) unter zahlreicher ganz normaler Nachkommenschaft ein einziges, oben und unten vollkommen geschwärztes Weibchen. Solche Formen sind aus freier Natur als nicht ganz seltene ab. *eremita* bekannt. Er paarte das Tier mit einem normalen, aus anderer Brut stammenden Männchen. Die Paarung gelang sehr gut, und von den geschlüpften Hybriden erwiesen sich 22 als normale *Ps. monacha*, 23 als typische ab. *eremita*. In einer immerhin beträchtlich zahlreichen Brut waren also die beiden elterlichen Formen in fast genau gleicher Anzahl vertreten. Außerdem fanden sich aber noch sechs Stück, die beide elterliche Charaktere

mosaikartig gemischt an sich trugen. Und zwar waren in die dunkle Grundfarbe der ab. *eremita* weiße Flecke der normalen Form oberseits und unterseits, rechts und links, ganz unsymmetrisch eingesprengt. Auf die Deutung dieser sechs Mischformen kann ich erst später eingehen. Hier will ich nur betonen, dass Hermaphroditismus ausgeschlossen erscheint. Nach Standfuß' Angaben waren es fünf unzweifelhafte Männchen und ein solches Weibchen.

Noch interessanter sind die Experimente desselben Forschers mit der dunklen ab. *lugens* von *Aglia tau*. Die Aberration variiert ihrerseits stark von verhältnismäßig hellen bis zu vollkommen verdüsterten Stücken. Niemals aber hat Standfuß, trotz langjähriger Zuchten in großem Maßstabe, Übergänge zwischen den hellsten Exemplaren von ab. *lugens* und der Grundart „erzwingen können". Er konnte also auch nie im Zweifel sein, ob er es mit einem typischen Stück oder einer Aberration zu tun hatte. Die Resultate seiner Experimente sind also durchaus einwandsfrei. Die Zucht wurde begonnen mit Exemplaren von ab. *lugens*, die abstammten von durch zweimalige Reinzucht erhaltenen Männchen der Aberration und von Weibchen der Stammform, die aus Eiern im Freien gefangener Weibchen gezogen waren. Diese Bastarde wurden in reziproker Richtung mit typischen Stücken gekreuzt. Die eine Zucht ergab 42 *tau* und 44 *lugens*, die andere 38 *tau* und 37 *lugens*, also in beiden Fällen wieder fast genau gleich viel Exemplare jeder Form. Stücke von ab. *lugens* aus derselben Brut wie die vorhergehenden wurden auch untereinander gepaart. Das Resultat war 31 *tau* und 55 *lugens*. Die Stammform erschien also auch bei Reinzucht der Bastarde und zwar in beträchtlich mehr als einem Drittel sämtlicher Jungen. Dabei will ich bemerken, dass gerade diese Zucht eine besonders gut gelungene war. Von 89 abgelegten Eiern ergaben bloß drei keinen Falter. Von den letzterwähnten 55 Stücken von *lugens* hat Standfuß dann zwei Paare zur Nachzucht ausgewählt. Die Zucht ergab in einem Fall 11 *tau* und 91 *lugens*, im anderen 10 *tau* und 77 *lugens*. Die Menge der typischen Exemplare ist also beträchtlich geringer geworden und macht nur noch ein Achtel bis ein Siebentel von der Zahl der ab. *lugens* aus. Allerdings waren bei dieser Zucht die Prozentsätze an abortierenden Eiern schon nicht mehr ganz gering. Die Zahlen können also noch weniger absoluten Wert beanspruchen als die früheren. Auch von diesen beiden Bruten hat Standfuß Material zu weiterer Zucht ausgewählt. Und jetzt kam die Grundform *tau* unter der Nachkommenschaft überhaupt nicht mehr vor. Doch war der Ausfall dieser Zuchten stets ein so wenig günstiger, dass dieses Resultat höchstens die abermalige Abnahme der einen Form beweisen kann, nicht aber ihr tatsächlich bereits völliges Verschwinden.

Dass diese Ergebnisse nicht etwa zufällige sind, geht aus weiteren Experimenten desselben Forschers und anderer Lepidopterologen hervor, wenn sie auch nicht so ausgedehnt sind, wie die eben genannten. Unter einer größeren Zahl gewöhnlicher *Angerona prunaria*, die Standfuß von einem ganz normalen Paar ab *ovo* gezogen hatte, erschienen drei Männchen und zwei Weibchen der dunklen ab. *sordiata*. Ein Pärchen der letzteren Form hatte ohne Zutun des Experimentators kopuliert. Aus den abgelegten Eiern entwickelten sich 13 typische *A. prunaria* und 42 *sordiata*. Bei zahlreichen Kreuzungen der eben genannten beiden Formen in beiden Richtungen hat nach Standfuß (1896) Zeller im ganzen 101 *A. prunaria* und 82 ab. *sordiata* erzielt, also etwa 55% der Stammform und 45% der Aberration. Aber diese Zahlen können ebenfalls keinen sehr hohen Wert beanspruchen, da erstens die Zahl der entwickelten Falter in allen Fällen sehr gering war, und außerdem die Ausgangsformen der Zuchten nicht auf ihre Abstammung kontrolliert waren.

Ähnliche Resultate ergaben nach Standfuß Versuche verschiedener Autoren mit anderen Spannern (*Amphidasis betularius* × ab. *doubledayaria*, *Boarmia repandata* × ab. *conversaria*) und einer Eulenart *Grammesia trigrammica* × *bilinea*. Immer waren unter den Hybriden erster Generation annähernd gleich viel Vertreter beider Formen, wobei allerdings der Grundtypus der Art etwas zu überwiegen schien.

Als letztes will ich noch ein recht kompliziertes, durch mehrere Generationen fortgeführtes Experiment, ebenfalls nach Standfuß (1896) mitteilen. Von dem Spinner *Spilosoma lubricipeda* gibt es eine Reihe von Aberrationen, die sich durch Verdüsterung der Flügel von dem Typus der Art unterscheiden. Eine der dunkelsten von diesen, ab. *zatima* paarte H. Burckhardt mit *Sp. lubricipeda typica*. Unter den, leider nicht gezählten, Nachkommen fanden sich beide elterliche Formen vertreten, dann aber auch einige Stücke der ab. *intermedia*, die viel heller gefärbt ist als ab. *zatima*, aber sowohl gegen diese wie gegen die typischen Formen der Art scharf kontrastiert. Zwei zur Kopulation gebrachte Paare der ab. *intermedia* ergaben wieder alle drei Formen. Die Zahlen wurden leider wieder nicht festgestellt. Das geschah erst bei Kreuzungsversuchen unter Abkömmlingen dieser Zucht. Und zwar wurde jetzt mit vier verschiedenen Kombinationen experimentiert. Die Resultate waren äußerst mannigfaltig, wie folgende aus Standfuß (1896) abgedruckte Tabelle ergibt (s. S. 511 oben).

In drei Fällen erschienen also wieder alle drei bei der ganzen Versuchsreihe verwendete Formen wieder. Dabei muss es auffallen, dass gerade die ab. *intermedia* am seltensten zur Beobachtung kam, also die Form, der die Großeltern sämtlicher aufgezählten Bastarde

I.		II.		III.		IV.	
Sp.	ab. *zatima* ♂ *lubricipeda* ♀	*Sp.*	*lubricipeda* ♂ ab. *zatima* ♀	*Sp.*	ab. *intermedia* ♂ ab. *intermedia* ♀	*Sp.*	ab. *intermedia* ♂ ab. *zatima* ♀
Ergebnis:		Ergebnis:		Ergebnis:		Ergebnis:	
4 *lubricipeda*		11 ab. *zatima*		25 *lubricipeda*		2 *lupricipeda*	
2 ab. *intermedia*				15 ab. *intermedia*		15 ab. *intermedia*	
3 ab. *zatima*				35 ab. *zatima*		83 ab. *zatima*	

angehörten. Das Experiment II ergab eine ganz einförmige Brut der ab. *zatima*. Aber gerade in diesem Fall war die Zahl der voll entwickelten Stücke so gering, dass hier wohl Zufälle mitgespielt haben können. Im allgemeinen zeigen sämtliche Versuche, dass bereits in der ersten Generation beide verwendeten Formen wieder auftreten, dass also, abgesehen von dem einen unsicheren Fall von *Sp. lubricipeda* × ab. *zatima*, nie Dominanz der einen nachgewiesen werden konnte. Außerdem waren die Zahlenverhältnisse unter den verschiedenen Bastardformen wechselnde und niemals die typischen Mendel'schen.

So genau beschriebene und durch mehrere Generationen fortgesetzte planmäßige Experimente, wie die genannten, habe ich aus anderen Tiergruppen nicht ausfindig machen können. Es gibt ja auch nicht viel Tierklassen, die dem Züchter ein so hervorragendes Versuchsfeld darbieten, wie die Insekten, die an Fruchtbarkeit selbst viele Pflanzen übertreffen. Immerhin habe ich in der Literatur mehrere gute Beispiele finden können, die bewiesen, dass die aus der Lepidopterologie gewonnenen Ergebnisse nichts auf eine Ordnung Beschränktes sind, sondern spezielle Beispiele einer weitverbreiteten Erscheinung. Zuerst einige sicher beobachtete Fälle von Haustieren. Evart (1902) kreuzte eine rein weiße Katze mit einem weiß und schwarzscheckigen, persischen Kater und erhielt „ein paar weiße und ein paar scheckige" Junge. Die weißen von diesen ergaben untereinander gepaart ebenfalls wieder zwei weiße und zwei scheckige Kätzchen. Der Fall liegt also ganz so wie einige der oben mitgeteilten Schmetterlingsexperimente. Viel berühmter sind die Zuchtergebnisse mit der schwanzlosen Katze von Man. Auch diese Rasse scheint zu denjenigen zu gehören, die bei Ankreuzung mit der Stammform nicht, oder wenigstens in der Regel nicht, intermediäre Bastarde ergibt. Die aus älteren Autoren übernommenen Angaben von Darwin (1868) will ich übergehen, da sie nicht hinreichend genau überliefert sind. Aber im zoologischen Garten zu Frankfurt a. M. ist eine schwanzlose Katze von Man mehrere Jahre hindurch beobachtet und auf ihre Nachkommenschaft kontrolliert worden (Weinland, 1862 b). Mit einem gewöhnlichen Kater gepaart warf sie das erstemal fünf Junge. Von diesen waren drei normalschwänzig, eins besaß einen Stummelschwanz, eins war wie die Mutter schwanzlos. Ein zweitesmal fanden sich in dem Wurf zwei

geschwänzte und ein schwanzloses Tier. Von diesem letzteren wird noch angegeben, dass es, wie die Mutter, außerordentlich hohe und unverhältnismäßig stark entwickelte „hasenartige" Hinterbeine hatte. Nachdem das Muttertier sich für eine Zeit verlaufen hatte, erschien es 1863 wieder im Garten in Begleitung eines geschwänzten Jungen. Es wurde jetzt wieder, und zwar dreimal, mit gewöhnlichen Katern gepaart. Über die Ergebnisse der Zucht hat uns Schmidt (1864) berichtet. Im ersten Wurf befanden sich drei langschwänzige Junge und ein viertes, das einen nur etwa zollangen Stummel trug. Aus der zweiten Paarung gingen drei gänzlich schwanzlose und zwei stummelschwänzige Stücke hervor. Ein dritter Wurf schließlich bestand aus drei Langschwänzen. Wir finden also eine große Mannigfaltigkeit in dem Zahlenverhältnis der beiden elterlichen Formen bei jedem Wurf, und außerdem einige scheinbar intermediäre Bastarde. In neuerer Zeit ist ferner durch Kennel (1902) die Nachkommenschaft einer stummelschwänzigen Katze aus Esthland beschrieben worden, die sicher nicht zu der Rasse von Man oder einer ähnlichen gehört, vielmehr offenbar als neu aufgetretene Aberration innerhalb einer normalschwänzigen Familie aufgefasst werden muss. Es sind im ganzen sechs Würfe kontrolliert worden, die alle aus Paarungen mit normalen Katern stammen. Die Zuchtergebnisse waren folgende:

Wurf	Normal	Stummelschwänzig	Schwanzlos
1.	4	—	2
2.	2	—	2
3.	1	1	3
4.	1	—	3
5.	2	2	—
6.	2	1	2

Im ganzen resultierten 12 normal geschwänzte, 4 stummelschwänzige und 12 schwanzlose Nachkommen. Das Resultat ist also höchst eigenartig. Einen Schwanzdefekt, der dem der Mutter glich, hatten nur 4 der Jungen. 12 schlugen den normalschwänzigen Vätern nach. Und ebensoviele übertrafen die Mutter noch an Verkümmerung des Schwanzes. Die Folgerungen aus diesem interessanten Fall verspare ich mir auf einen späteren Abschnitt meiner Arbeit.

Ein schönes und genau bekanntes Beispiel für Rassen, die sich mit anderen nicht vermischen lassen, bildet auch das Ancon- oder Otterschaf von Massachusetts. Es zeichnet sich durch Langrückigkeit und krumme dachshundähnliche Beine aus. Es ist in seiner Heimat längere Zeit hindurch gezüchtet worden. Denn man hielt es für einen Vorzug, dass die merkwürdigen Tiere nicht über Hürden springen konnten. Später ist es dann zugunsten der Zucht von Merinoschafen aufgegeben worden und längst ausgestorben. Nach Darwin (1868) züchtete die Anconrasse bei Inzucht vollkommen rein. Es soll überhaupt nur ein zweifelhafter Fall mitgeteilt sein,

dass „ein Anconwidder und Mutterschaf nicht einen Aneonwurf erzeugt hätten". Bei Kreuzung mit anderen Rassen fallen die Jungen immer rein nach beiden Eltern. Und das ist, wie Darwin ausdrücklich bezeugt, auch öfter bei Zwillingen, also in einem Wurf beobachtet worden. Nach Ewart (1902) ist das Anconschaf im Lauf der Jahre im ganzen mit 13 anderen Rassen gekreuzt worden, ohne dass intermediäre Bastarde beobachtet worden wären.

Bevor ich zu einigen von wilden Tierarten bekannten Fällen übergehe, die wenigstens mit großer Wahrscheinlichkeit hierher gezählt werden dürfen, möchte ich wenigstens ein interessantes Beispiel aus dem Menschengeschlecht anführen. Wir sahen oben, dass der Albinismus beim Menschen vielleicht als rezessives Merkmal im Mendel'schen Sinne betrachtet werden darf. Er kann aber offenbar auch den Vererbungsregeln folgen, die wir soeben untersuchen. Der berühmte französische Forscher Quatrefages hat folgende gut beglaubigte Geschichte mitgeteilt, die ich nach Ribot (1895) zitiere. Sie ist so niedlich, dass ich sie in extenso wiedergeben will. „Auf einer Farm in Virginien heirateten sich zwei schwarze Sklaven, und die Frau brachte ein ganz weißes Kind zur Welt. Beim Anblick desselben wurde sie von Schrecken ergriffen und unter fortwährenden Beteuerungen, dass sie nie die geringsten Beziehungen zu einem Weißen gehabt habe, bemühte sie sich, das Kind zu verstecken und löschte schließlich das Licht in der Hütte aus, damit der Vater die Farbe seines Sprösslings nicht zu sehen bekäme. Sobald der Mann kam, verlangte er sein Kind zu sehen, schalt über die ungewohnte Dunkelheit und holte Licht herbei zum größten Entsetzen der Mutter. Sobald er jedoch das Neugeborene in Augenschein genommen hatte, geriet er ganz außer sich vor Freude und ein paar Tage später sagte er zu seiner Frau: „Du hast dich vor mir gefürchtet, weil unser Kind weiß ist, aber ich sage dir, dass ich es darum um so mehr liebe. Mein eigener Vater war weiß, obschon er von Eltern abstammte ebenso schwarz wie du und ich; obwohl wir aus einem Lande stammen, wo man nie einen Weißen gesehen hat, gibt es von jeher in unserer und allen mit uns verwandten Familien ein weißes Kind." Wir sehen also hier bei einem Paare, in welchem der Mann nachweislich Albinoblut in sich hatte, ein albinotisches Kind erscheinen. Wenn wir die geringe Fruchtbarkeit berücksichtigen und den Umstand, dass der ursprüngliche weiße Stammvater, dessen der Mann sich offenbar nicht mehr erinnert, schon mehrere Generationen zurücklag, sein Einfluss also schon beträchtlich abgeschwächt war, so braucht uns die Angabe des Sklaven nicht zu wundern, dass in den mit ihm verwandten Familien immer nur je ein weißes Kind geboren wurde. Es ist deshalb durchaus wahrscheinlich, dass der Fall ganz analog den eben besprochenen von verschiedenen Tierarten ist. Um einen echten

Mendel'schen Fall kann es sich nicht handeln; weil Albinismus beim Menschen, wie wir oben sahen, ja als rezessives Merkmal auftritt, und deshalb bei Kreuzung eines Bastardes mit einer reinblütigen normalpigmentierten Frau nach der Regel nicht in Erscheinung treten kann. Bemerken möchte ich noch, dass es in unserem Falle sich wahrscheinlich um einen unvollkommenen Albino mit gelbem Haar und blauen Augen gehandelt hat. Solche kommen bei Negern ja neben vollkommenen Albinos vor und gleichen in Augen- und Haarfarbe allerdings ganz blonden Europäern. Wäre das Kind ein echter Kakerlake mit roten Augen gewesen, so wäre das arme Weib gewiss nicht in so großen Schreck geraten. Einige ähnliche Fälle von der Vererbung des Albinismus in Negerfamilien sind in der Literatur noch berichtet, aber nie genügend genau für unsere Zwecke.

Bei wilden Tieren, namentlich in freier Natur, ist die Beobachtung von Vererbungserscheinungen natürlich viel schwieriger als bei domestizierten. Immerhin sind auch von solchen einige Beispiele bekannt geworden, die mit großer Wahrscheinlichkeit, zum Teil sogar sicher, zu der Gruppe von Vererbungserscheinungen gehören, von der eben die Rede ist. Wenn z. B. Langkavel (1893) mitteilt, dass bei St. Martin in Graubünden eine schon länger bekannte weiße Gemse 1880 mit einem gleichgefärbten Jungen beobachtet wurde, so werden wir bei der Seltenheit von Albinos unter dieser Spezies wohl annehmen dürfen, dass der Vater des Jungen ein normal gefärbter Bock gewesen ist. Ebenso ist es ausgeschlossen, dass wir es hier mit einem Mendel'schen Fall zu tun haben sollten.

Sicher in unsere Kategorie gehört wohl folgender Fall, den Tiemann (1868) aufgezeichnet hat. Von *Fulica atra*, dem Bläßhuhn, war ein Pärchen beobachtet worden, das aus einem normalen Tier und einem vollkommenen Albino bestand. In der Brut fand sich bei späterer Untersuchung ein albinotisches Exemplar. Die Zahl der normalgefärbten Tiere wird leider nicht angegeben.

Ist der echte Albinismus bei wilden Tieren immerhin eine recht seltene Erscheinung, so kennen wir andererseits von einer Reihe von Säugetieren und Vögeln eine Anzahl von verhältnismäßig häufigen Abänderungen, die scharf gegen die Stammform kontrastieren und bei Kreuzungen nie intermediäre Bastarde liefern. Sie sind größtenteils früher als selbständige Arten aufgefasst worden, bis man ihre vollkommene Fruchtbarkeit mit den Typus der Art erkannte und sie in einem Wurf oder einer Brut mit normalgefärbten Stücken fand. In der mitteleuropäischen Fauna ist am bekanntesten das schwarze Eichhörnchen, eine in manchen Gegenden recht häufige Abart des gemeinen roten *Sciurus vulgaris*. Es ist schon oft Gegenstand der Diskussion gewesen. Cuvier hätte es als besondere Art

Sc. alpinus, und ebenso Bonaparte unter dem Namen *Sc. italicus* beschrieben, jeder Autor es also nach dem Gebiet benannt, von wo er sein Untersuchungsmaterial bezog. Erst Blasius (1857) hat es als Varietät zum gemeinen Eichhörnchen gezogen. Am genauesten auf Vorkommen und Verhalten hat es, so viel ich eruieren konnte, Liebe (1880) untersucht. Nach seiner Angabe finden sich niemals intermediäre Bastarde zwischen ihm und der typischen roten Form. Allerdings kommen, wie schon Blasius (1857) bemerkt hat, scheinbare Übergänge zwischen schwarzen und roten Eichhörnchen vor. Diese in verschiedener Weise dunkelbraun gefärbten Stücke sind aber wahrscheinlich gar keine Kreuzungsprodukte, sondern einfach verschieden hohe Grade von Melanismus. Wir haben hier genau denselben Fall, wie bei den oben erwähnten Schmetterlingen. Auch dort variieren die verdüsterten Aberrationen beträchtlich; aber auch die hellsten Exemplare sind von dem Arttypus immer noch scharf unterschieden. In zahlreichen Eichhörnchennestern, die er daraufhin untersuchte, hat Liebe, wenn überhaupt schwarze Exemplare darin waren, stets „rein schwarze und rein rote durcheinander" gefunden. Zweimal beobachtete er eine säugende schwarze Mutter mit rein roten Jungen, niemals nur schwarze in einem Nest. Dagegen hat v. Fischer (1873) wohl einmal einen rein schwarzen Wurf beobachtet, der von einem schwarzen Vater und einer roten Mutter stammte. Dass gelegentlich die eine Form unter den Jungen fehlt, darf uns nicht wundern. Wie bei allen Säugetieren ist auch beim Eichhörnchen die Fruchtbarkeit (im Höchstfall 9 Junge in einem Wurf) nicht groß genug, als dass die Gesetze der Wahrscheinlichkeitsrechnung sich schon merklich geltend machen könnten.

Ein zweites, interessantes Beispiel ist der schwarze Panther, der sogen. *Felis melas* von Java und Sumatra. Lange für eine gute Spezies gehalten, wird er jetzt allgemein nur als Varietät von *F. pardalis* aufgefasst. v. Martens (1864) war wohl der erste, der mit Entschiedenheit behauptete, dass schwarze und gelbe Panther von derselben Mutter geworfen werden, was in der Heimat der Tiere sowohl Eingeborenen als Europäern längst und allgemein bekannt sei. Auf seine Autorität hin hat dann Brehm seine früheren Angaben korrigiert und fügt zu v. Martens' Mitteilungen noch hinzu, dass die schwarze Form bei Inzucht rein züchte. Da Panther sich in der Gefangenschaft ebenfalls leicht fortpflanzen, gibt es auch schon einige direkte Erfahrungen über unsere Frage, die mit den Angaben von v. Martens übereinstimmen. In einen von Schmidt (1878) mitgeteilten Falle waren die zwei Jungen, die ein schwarzes Pantherweibchen von einem gelben afrikanischen Leoparden, der ja wohl nur eine geographische Varietät des indischen Panthers ist, brachte, beide in der Färbung dem Vater gleich, was für uns

ja aber ebenfalls keine Schwierigkeit bedeutet. Auch mit dem Jaguar, *F. onca* ist der schwarze Panther gekreuzt worden. Von den beiden Jungen glich das eine fast ganz der Mutter, der *F. onca*, das andere war schwarz wie der Vater, aber „mit dem durchscheinenden Flecken der Mutter". Leider ist die Beschreibung, die Weinland (1861) gibt, nur ganz kurz, so dass sich über das Verhalten der eigentlichen Artmerkmale an den Bastarden nichts Sicheres eruieren lässt. Sonst liegt den Fall ähnlich wie der oben angeführte von *Helix nemoralis* und *hortensis*. Melanistische Exemplare kommen beim Jaguar ebenso vor wie beim Panther, und diese Varietätsmerkmale verhalten sich gleich, einerlei ob sie innerhalb der Art zur Kreuzung gebracht werden oder zwischen nah verwandten Arten. Melanismen sind unter Säugetieren überhaupt weit verbreitet und haben schon Veranlassung zu manchen Erörterungen über ihre Entstehung gegeben. Lönnburg (1898) zählt z. B. sieben Katzenarten auf, die ähnliche schwarze Varietäten haben wie der Panther. Und v. Middendorf (1867) führt die höchst merkwürdige Tatsache an, dass im hohen Norden in einer ganzen Reihe von Tierarten Individuen vorkommen, die statt des gewöhnlichen weißen Winterkleides ein solches von blau- oder braunschwarzer Färbung anlegen. Er zählt folgende Spezies auf: *Canis lagopus*, *Canis lupus*, *Lepus timidus*, *Lagomys alpinus*, *Mustela ermineus*. Außerdem erwähnt er noch melanistische Exemplare als nicht gerade seltene Erscheinung bei *Tamias Pallasii* aus Sibirien, und bei *Cricetus frumentarius* von Simbirsk im europäischen Russland.

Auch von Vögeln sind Varietäten bekannt, deren unterscheidenden Merkmale sich mit den Charakteren der Stammform nie wirklich mischen lassen. Auf den Faröer — nach einigen Angaben auch auf Irland, im nördlichen Skandinavien und in Sibirien — kommt ein weißgefleckter Rabe vor, der früher als besondere Art unter dem Namen *Corvus leucophaeus* oder *C. varius* beschrieben worden ist. Jetzt stellt man ihn als Varietät zu *C. corax*, nachdem man beobachtet hat, dass die gefleckten Stücke mit rein schwarzen in einem Nest vorkommen. Aus demselben Grunde sind, wie ich Kleinschmidt (1904) entnehme, auch die Spezies *Athene chiaradiae* aus Italien und *Sylvia heinekeni* von Madeira und den Canaren eingezogen und als melanistische Formen zum Steinkauz *Athene glaux* (s. *Glaucidium noctua*) und zur Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla* gestellt worden.

Am meisten Schwierigkeiten haben den Ornithologen in dieser Hinsicht von jeher *Corvus corone* und *C. cornix*, Raben- und Nebelkrähe gemacht. Im Skelett und sonstigen Eigentümlichkeiten gleichen sich beide so sehr, dass sie, wie Brehm sagt, „gerupft" schwerlich zu unterscheiden sein dürften. In der Färbung kontrastieren sie dagegen ganz scharf. Die Ansichten der Ornithologen über die Selbständigkeit der beiden Arten sind noch immer geteilt, obgleich

die Fortpflanzungs- und Vererbungsverhältnisse schon gut erforscht sind. Allerdings stimmen die Resultate der verschiedenen Forscher nicht ganz überein. Naumann (o. D.) hat uns mehrere genaue Beobachtungen über die Frage überliefert. In einer Brut, die von einem *Corvus corone* ♂ und einem *Corvus cornix* ♀ abstammte, waren zwei Junge schwarz wie der Vater, zwei bunt wie die Mutter. Dasselbe hat Naumann später noch oft feststellen können. In einem Falle fand er jedoch unter den fünf Jungen eines gemischten Paares zwei mit reinem Rabenkrähen- und zwei mit reinem Nebelkrähentypus, daneben aber ein fünftes „von der gemischten Farbe beider Eltern". Solche intermediäre Bastarde sind nun auch in erwachsenem Zuztande oft genug geschossen worden. Sie variieren ihrerseits stark. Es gibt nach Naumann deren eine unendliche Menge von Verschiedenheiten und „fast kein einziger Bastard ist dem anderen gleich". Wagner (1863) erklärt die Zusammensetzung der Brut aus je zwei rein elterlichen und einer intermediären Form sogar für das Gewöhnliche bei Kreuzung der beiden Krähen. Ebenso gibt Thienemann (1902) an, dass die Färbung der Bastardkrähen entweder mit einem der elterlichen Kleider übereinstimmt oder gemischt sein kann. In einem genau untersuchten Falle neigten alle vier Jungen in ihrer Färbung „entschieden zur Nebelkrähe hin, nur war das Grau viel dunkler, wie mit Ruß überstreut". Als die Vögel heranwuchsen, behielt aber nur einer das gemischte Kleid, das stark zur *cornix*-Färbung hinneigte, die übrigen aber wurden schwarz, so dass man sie in der Freiheit unbedingt für echte Rabenkrähen gehalten hätte". Dagegen geben Darwin (1868) und Ewart (1902) übereinstimmend an, dass die Kreuzung der beiden Krähenformen nie intermediäre Hybride ergebe. Nach Menzbier (1885) endlich finden sich in der Umgebung von Salzburg reine Nebelkrähen überhaupt nicht mehr, sondern nur Rabenkrähen und Zwischenformen. Über die Fortpflanzung der Bastarde sind wir noch wenig unterrichtet. Naumann macht die Angabe, dass bei Kreuzung der Hybride untereinander, ihre Jungen immer wieder in „der Eltern oder Großeltern Stamm" zurückschlagen, auch wenn sie selbst eine intermediäre Färbung tragen. Ein ähnliches Resultat ergeben nach Wagner (1863) Paarungen von gemischtfarbigen Bastarden mit einer der elterlichen Formen. Die Jungen aus solchen Bruten sind, wie Wagner in zwei Fällen mit Bestimmtheit konstatieren konnte, immer rein gefärbt, aber nicht immer alle schwarz oder grau, sondern oft finden sich, besonders, wenn die Mutter, der rein gefärbte Teil war, ein oder zwei entgegengesetzt gefärbte darunter.

Die Angaben über das gegenseitige Verhältnis von *Corvus corone* und *C. cornix* gehen also immer noch auseinander, und geklärt ist die Frage noch lange nicht. Damit hängt es ja in erster

Linie auch zusammen, dass die Ansichten der Ornithologen über die Artberechtigung der beiden Krähenformen noch immer sehr geteilt sind. Aus den Berichten der besten Kenner gewinnt man den Eindruck, dass das Resultat der Kreuzungen in verschiedenen Ländern ein verschiedenes sein könnte. Außerdem wäre bei einer gewiss sehr wünschenswerten neuen Untersuchung der Verhältnisse noch Folgendes zu berücksichtigen. Für die in erwachsenem Zustande erlegten „Mischformen" ist es ja keineswegs ausgemacht, dass es wirklich immer Kreuzungsprodukte sind. Vielmehr könnten, wie das in anderen Fällen sicher konstatiert ist, so auch bei den Krähen beide Typen ihrerseits eine gewisse Variationsbreite haben. Und was als Bastard erscheint, könnte eventuell ein einfach reinblütiges, nur weniger typisches Stück der einen Form sein, was übrigens schon Naumann andeutet. Jedenfalls aber dürfen wir als sicher konstatiert annehmen, dass bei Kreuzungen der beiden Krähen mindestens sehr häufig die Hybride rein den beiden elterlichen Tieren nacharten. Und deswegen musste ich hier diese Fälle schon so ausführlich behandeln, auf die ich später in anderem Zusammenhang noch einmal zurückzukommen habe.

Wir haben so bei einer ganzen Reihe von Tierformen, die sich durch Heranziehen nicht ganz sicherer Fälle leicht vergrößern ließe, gefunden, dass gewisse Merkmale sich durch Kreuzung nicht oder doch nur ausnahmsweise vereinigen lassen, sondern immer oder fast immer wieder in voller Reinheit an je einem Teil der Bastarde auftreten, ohne dass sie aber den strengen Mendel'schen Regeln unterliegen. Es liegt uns ob zu untersuchen, ob die aufgezählten Formen auch sonst gemeinsame Züge aufweisen. Da fällt zuerst Folgendes ins Auge: In allen Fällen, wo wir über ihre Entstehung hinlänglich genau unterrichtet sind, haben wir es wieder mit plötzlich, sprungweise aus dem Stammtypus hervorgegangenen Formen zu tun. Auch für die nicht auf ihr erstes Auftreten geprüften Varietäten dürfen wir mit einiger Wahrscheinlichkeit aus dem Fehlen wirklicher Übergangsformen denselben Schluss ziehen. Sehen wir uns jetzt nach analogen Fällen aus dem Pflanzenreich um, so stoßen wir auch da auf einen großen Komplex von Erscheinungen, welche dieselben wesentlichen Eigenschaften an sich tragen. Sie haben in den letzten Jahren viel von sich reden gemacht. Ich meine die progressiven Mutationen von de Vries (1903 b). Ihr Entdecker stellt für sie eine Reihe von Sätzen auf, die fast genau auch für die eben besprochenen tierischen Varietäten gelten. Die progressiven Mutationen oder „neuen elementaren Arten"[1]) entstehen plötzlich ohne

1) Inwieweit de Vries berechtigt ist, seine progressiven Mutationen als neue Arten zu bezeichnen, soll weiter unten untersucht werden.

Übergänge. Sie sind meist völlig konstant, von ersten Augenblicke ihrer Entstehung an. Sie treten meist in einer bedeutenden Anzahl von Individuen gleichzeitig oder doch in derselben Periode auf. Bei de Vries' eignen Versuchen traten sie in einem Verhältnis von 1—2 %, bisweilen etwas mehr, oft aber auch weniger aus ihrer Mutterart hervor. Die neuen Eigenschaften zeigen zu der individuellen Variabilität keine auffällige Beziehung. Bei Kreuzungen mit der Mutterart überwiegt die letztere in dem Sinne, dass sie mehr als der Hälfte, zumeist drei Vierteln der Bastarde ihr Bild aufprägt, während der Typus der „neuen Art" nur zu etwa einem Viertel unter den Hybriden vertreten ist. Doch konnte die jüngere Form auch bis zu 45% der Hybride umfassen. Intermediäre Bastarde sind dagegen bei solchen Kreuzungen nie beobachtet worden.

Man sieht, die von de Vries namhaft gemachten Kriterien stimmen fast sämtlich auch für die von mir aufgezählten Varietäten. Auch für diese ist überall die plötzliche Entstehung nachgewiesen oder wenigstens sehr wahrscheinlich gemacht. Ein Teil von ihnen, so die Katzenrasse von Man, das Anconschaf, der schwarze Panther haben sich bei Inzucht konstant erwiesen. Bei anderen, wie z. B. der *Angerona prunaria* ab. *sordiata*, ist das dagegen nicht der Fall. Der Satz von der Konstanz der Form hat ja aber auch nach de Vries keine absolute Geltung. Er führt selbst von seinen Zuchtversuchen mit *Oenothera lamarckiana* an, dass eine seiner Mutationen, *O. scintillans* stark von der Regel abwich. Nach Selbstbefruchtung wurden aus dem Samen immer in überwiegender Zahl Individuen der Stammform *O. Lamarckiana*, daneben außerdem einige andere Mutationen erzogen. Der Fall ist also ähnlich wie der oben mitgeteilte von den Aberrationen der *Spilosoma lubricipeda*, Auch die Zahlenverhältnisse, in denen die neuen Aberrationen bei Schmetterlingen und anderen Variationen auftreten, sind häufig andere, als die von de Vries angegebenen. Teils sind die plötzlich neu auftretenden Formen an unserem tierischen Material viel seltener, teils, z. B. die schwarzen Eichhörnchen, häufiger als de Vries' Mutationen. Wir dürfen aber nicht vergessen, dass er im wesentlichen mit Abkömmlingen einer einzigen natürlichen Art gearbeitet hat. Auch die Unabhängigkeit der geprüften Merkmale von der sonstigen individuellen Variabilität wird wohl bei unseren zoologischen Fällen ganz ebenso sein, wie bei dem Material von de Vries, wenn es auch für die einzelnen Fälle nicht speziell nachgewiesen ist. Sahen wir doch an dem Beispiel von *Aglia tau* ab. *lugens*, dass sogar das ausschlaggebende Merkmal der jüngeren Form mannigfach variieren und doch vollkommen scharf gegen das entsprechende des Stammtypus kontrastieren kann, so dass Übergänge sich nicht „erzwingen

lassen". Ein so starkes Überwiegen der Stammform, wie de Vries es beobachtete, fand bei den Schmetterlingen, den einzigen Tieren, wo einigermaßen zahlreiche Zuchten zu Gebote standen, nicht statt. Vielmehr hielten sich beide Typen gewöhnlich die Wage. Bei den anderen untersuchten Tieren war die Nachkommenschaft immer viel zu wenig zahlreich, um Schlüsse zu ziehen. Aber auch de Vries gibt ja beträchtliche Schwankungen zu bis zu Fällen, wo 45% der ganzen Ernte der jüngeren Form angehörten. Dass es sich hier jedenfalls nur um graduelle Unterschiede handelt, werde ich später noch zeigen, nachdem ich zuerst eine Erklärung der gesamten auffallenden Erscheinungen versucht habe.

Schon de Vries hat mehrfach auf den interessanten Unterschied zwischen den Mendel'schen Fällen und seinen progressiven Mutationen hingewiesen. Bei jenen sind die Hybride erster Generation untereinander gleich, sie arten sämtlich dem einen Elter nach. In der zweiten Generation spalten die Bastarde dagegen auf in der Proportion von 3 : 1. Die progressiven Mutationen, und zu ihnen können wir auch die oben aufgezählten Fälle aus dem Tierreich rechnen, ergeben bei Kreuzung mit der Stammart gleich in erster Generation zweierlei Bastarde. Diese können aber bei Inzucht konstant bleiben. De Vries sieht hierin wohl mit Recht einen prinzipiellen Unterschied. Dieser muss, wie de Vries ebenfalls hervorhebt, konsequenterweise in Unterschieden des Keimplasmas gesucht werden. Für die Mendel'schen Fälle nimmt er an, dass die Anlage für das eine Merkmal bei der Varietät latent geworden oder sonst irgendwie verändert sei, und leitet, wie wir oben sahen, aus dieser Hypothese die Regeln ab, für das Pflanzenreich in ziemlich ausreichender Weise. Er fasst diese Fälle zusammen unter dem Terminus der „retrogressiven und degressiven Mutationen". Von diesen sollen sich die „progressiven", die zur Entstehung „neuer Arten" führen, dadurch unterscheiden, dass das Keimplasma der mutierten Form um wenigstens eine neue Anlage reicher geworden ist, eben um jene, welche die neue Eigenschaft im Habitus der Pflanze hervorruft. Da de Vries an keiner Stelle seiner Arbeiten den Versuch gemacht hat, die Vererbungserscheinungen seiner progressiven Mutationen mit dieser Hypothese in Einklang zu bringen, so brauche ich auf sie auch nicht näher einzugehen; ich führe sie lediglich der Vollständigkeit wegen an.

Bei meinem Erklärungsversuch gehe ich ebenfalls von dem auffallenden Unterschied aus, der zwischen den Mendel'schen Fällen besteht und jenen, die uns jetzt beschäftigen.

In den Mendel'schen Fällen sind die Hybride erster Generation gleichförmig. Es dominiert die eine elterliche Form durchaus. Wir durften daraus schließen, dass auch die Zygoten, aus denen sie hervorgehen, die Deter-

minanten des einen Merkmalspaares in gleicher Kombination enthalten. Ganz anders liegen die Verhältnisse in der zweiten Gruppe von Fällen. Die Bastarde der ersten Generation können bereits in sehr wechselnden Zahlenverhältnissen in die zwei elterlichen Formen zerfallen. Das ist sogar die Regel. Es müssen also schon die Zygoten, aus denen sie entstanden, verschieden sein, das heißt, die in Betracht kommenden Ide in wechselnder und nicht regelmäßiger Kombination enthalten.

Untereinander gekreuzt spalten die Mendel'schen Bastarde in dem konstanten Verhältnis von 3:1. Unter Berücksichtigung des in der ersten Generation erwiesenen Dominierens der einen Form, ließ sich diese Proportion ungezwungen erklären durch die Annahme der Bildung von reinen Gameten. In den jetzt zu prüfenden Fällen kann sich die zweite Generation der Hybride sehr verschieden verhalten. Bald züchten sie rein weiter, wie in der großen Mehrzahl der von de Vries beschriebenen Fälle, bald tritt die Stammform in einer sehr wechselnden Anzahl von Individuen wieder zutage, wie wir das bei dem zoologischen Material als Regel fanden. Demnach dürfen wir hier eine Reinheit der Gameten nicht annehmen. Denn eine solche muss, wie längst schon Mendel bewiesen hat, die bestimmten Zahlenverhältnisse seiner Spaltungsregel ergeben. Die Bildung reiner Gameten lässt sich, wie schon de Vries gezeigt hat, am besten erklären durch das Ausbleiben des Austausches von Anlagen, also von Pangenen oder Iden. Wir werden einen solchen Austausch bei den progressiven Mutationen und ähnlichen Fällen, in denen wir Reinheit der Gameten nicht annehmen dürfen, demnach wohl voraussetzen müssen. Tun wir das, so können wir aber in der Tat die problematischen Erscheinungen in sehr einfacher Weise aus den Vorgängen im Keimplasma ableiten.

Ich beginne mit den leichter zu deutenden zoologischen Fällen. Vorausschicken muss ich wieder, dass wir es, wie in den Mendel'schen Fällen mit Eigenschaften zu tun haben, die sich durch Kreuzung nicht miteinander mischen lassen. Die Determinanten, von welchen sie bedingt werden, können nie gleichzeitig in einem Individuum ihre Wirksamkeit entfalten. Sie schließen sich gegenseitig von der Beeinflussung des Charakters der Zellen und Organe aus, sind also, wie man das wohl genannt hat, antagonistich oder exklusiv. Ich machte oben die einfache Annahme, dass jedesmal die Form von Determinanten zur Wirkung gelangt, die in der Mehrzahl vorhanden ist. Ganz dieselbe Auffassung findet sich übrigens schon bei Weismann (1892) in seiner Theorie des Keimplasmas. Die Zahlenverhältnisse der Determinanten innerhalb eines Idanten müssen aber dieselben sein wie jene der Ide. Auf diese höheren Einheiten

kann ich mich daher bei der weiteren Darstellung beschränken. Die plötzlich entstandenen Varietäten, mit denen wir es hier zu tun haben, müssen also in bestimmten Idanten ihres Keimplasmas eine Majorität von Iden enthalten, die soweit abgeändert sind, dass sie sich gegen die Stammide exklusiv verhalten. Alle brauchen es keineswegs zu sein. Vielmehr wird sich zeigen lassen, dass das in vielen Fällen nicht der Fall sein kann. Ferner müssen wir im Auge behalten, dass die in Betracht kommenden Varietäten immer solche sind, die in der betreffenden Art nicht selten auftreten. In den de Vries'schen Fällen kamen sie in der Regel in 1—2. manchmal sogar 3% einer Aussaat vor. Die schwarze Spielart des Eichhörnchens muss in manchen Gegenden sogar noch beträchtlich häufiger von neuem entstehen. Das Keimplasma der betreffenden Arten neigt also überhaupt stark zur Umänderung seiner Ide in der bestimmten Richtung. Wir dürfen deshalb mit einiger Sicherheit annehmen, dass auch die scheinbar reinen Individuen der Stammform, wenigstens sehr häufig, eine Anzahl abgeänderter Ide in ihrem Keimplasma mitführen, nur eben immer weniger, meist wohl bedeutend weniger, als Stammide. Bei der Bildung der Keimzellen werden die beiden Sorten von Iden, da sie ja den Austausch nicht verweigern, in sehr verschiedener Weise durchmischt. In den Gameten sowohl der typischen Tiere, als in jenen der Varietät werden somit sehr mannigfaltige Kombinationen von Iden gebildet. Nun wird natürlich in jedem Fall eine bestimmte Sorte von Iden in der Mehrzahl der Gameten überwiegen. Kommen jetzt die Keimzellen zur Vereinigung, so werden auch die Zygoten dem entsprechend sehr verschieden beschaffen sein. Und je nachdem, welche Sorte von Iden in jeder überwiegt, wird sie sich zu einem Individuum der einen oder der andern Form entwickeln. Wenn, wie das wohl die Regel sein dürfte, im Keimplasma der typischen Form die Stammide sehr stark prävalieren, muss auch die Mehrzahl der Nachkommen in den Typus der Art zurückschlagen. Das ist bei den Mutationen der *Oenothera* in der Tat der Fall, wo die, nach der jüngeren Form artenden, Bastarde nur 20 bis höchstens 45% der ganzen Ernte betrugen. Bei den Eichhörnchen mancher Länder, wo die schwarze Varietät fast so häufig ist, als die typische Form, wird in den Zellen der roten Exemplaren die Zahl der abgeänderten Ide wohl immer eine beträchtlich hohe sein. Daher wird der Prozentsatz an schwarzen Jungen bei jeder Kreuzung ebenfalls recht groß sein. Doch lässt sich das aus den wenigen bisherigen Beobachtungen noch nicht berechnen. Frappant, und nicht ohne weiteres aus meiner Hypothese abzuleiten, ist das Auftreten beider Bastardformen in genau gleichen Mengen bei mehreren der oben angeführten Kreuzungen von Schmetterlingen. Man ist versucht, darin das Walten einer strengen Gesetzmäßigkeit zu erblicken.

Und für eine solche liefert meine Deutung allerdings keine Anhaltspunkte. Doch sind die geprüften Fälle noch lange nicht zahlreich genug, um wirklich schon als Nachweis eines verborgenen Gesetzes gelten zu müssen. Ich kann deshalb darauf verzichten, hier schon meine Hypothese nach dieser Richtung auszubauen.

Auch das Verhalten der Hybride zweiter Generation, soweit sie den Typus der jüngeren Form tragen, lässt sich im allgemeinen leicht durch meine Annahme erklären. Sie enthalten in ihrem Keimplasma wohl fast immer noch einige nicht abgeänderte Ide. Die Durchmischung der Anlagen bei der Bildung der Keimzellen und ihre neue Kombination bei der Befruchtung muss es bewirken, dass in einigen Fällen die Stammide das Übergewicht erlangen, und dadurch eine Anzahl Exemplare wieder in den Arttypus zurückschlägt. Natürlich wird die Menge dieser Stücke aber viel geringer sein, als nach der ersten Kreuzung. Und bei weiterer Inzucht muss ihre Anzahl von Generation zu Generation abnehmen. Diese Forderungen der Hypothese werden durch die Experimente mit Schmetterlingen in der Tat vollkommen erfüllt. Spröder verhalten sich die Zuchtresultate von de Vries. Denn nach seinen Erfahrungen züchteten meistenteils die Hybride mit dem jüngeren Merkmal fast vollkommen rein. Ich müsste also schließen, dass im Keimplasma der verschiedenen „neuen Arten“ von *Oenothera* die Zahl der abgeänderten Ide ganz besonders groß ist, und deshalb bei allen Kombinationen immer noch überwiegt. Dem widerspricht aber das Verhalten derselben Formen bei der ersten Kreuzung mit der Stammform. Denn wir fanden gerade bei ihnen ein auffallendes Überwiegen des Arttypus. Es ließe sich die Schwierigkeit aber durch eine Hilfshypothese heben. Die Fähigkeit zum Austausch der Ide braucht ja durchaus nicht immer gleich, also in unserm speziellen Falle nicht mehr vollkommen zu sein. Vielmehr können sehr wohl die Ide einer bestimmten Sorte sich unter günstigen Bedingungen noch austauschen lassen, dabei aber, immerhin doch schon zum eigenen Idanten und zu den Iden gleicher Art eine höhere Affinität zeigen, als zu den entgegengesetzten. Deshalb werden sie dann in der Mehrzahl der Fälle zusammenbleiben. Und bei Reinzucht der Mutanten werden infolgedessen die Stammide nur höchst selten oder nie das Übergewicht erlangen können. Die verschiedenen Formen der *Oenothera* zeigen übrigens, wie de Vries ausdrücklich hervorhebt, bei Kreuzung mit der Stammart eine deutliche Herabminderung der Fruchtbarkeit. Wenn sich also selbst die Affinität der ganzen Gameten als vermindert erweist, wird man ähnliche Erscheinungen doch wohl auch für die Bestandteile des Keimplasmas annehmen dürfen, ohne der Tragfähigkeit der Hypothese zu viel zuzumuten.

Noch muss ich kurz auf die Fälle eingehen, wo nach der

Kreuzung zweier Formen neben den beiden elterlichen eine dritte erschienen ist. Diese bieten ja aber keinerlei Schwierigkeiten. Bei Arten, die überhaupt zur plötzlichen Hervorbringung neuer Formen neigen, können solche natürlich gelegentlich auch nach einer Kreuzung auftreten. Ferner ist es eine einfache Bestätigung meiner Hypothese, dass bei Kreuzung zweier verschiedener sprungweise entstandener Varietäten unter den Nachkommen auch die Stammform wieder erscheint. Denn Stammide führen ja beide gekreuzten Individuen nach meiner Annahme in ihrem Keimplasma. Auch diese können sich durch den Idenaustausch so stark häufen, dass sie zur Wirkung gelangen. Eine einfache Überlegung zeigt sogar, dass dieser Fall relativ häufig eintreten muss. Denn Stammide werden von jedem Elter mitgebracht, die abgeänderten jeder Sorte immer nur von einem. Die Stammide müssen also oft genug, wenn auch nicht die absolute Majorität, so doch das Übergewicht über jede der beiden anderen Idgruppen erlangen. Und da wir es mit exklusiven Determinanten zu tun haben, von denen jedesmal nur eine Sorte zur Herrschaft kommen kann, müssen in solchen Fällen die Stammide den Charakter des kindlichen Organismus determinieren. Auch hiermit stehen die Tatsachen in schönster Harmonie.

(Schluss folgt.)

Hatschek's neue Vererbungshypothese.

Von Ludwig Plate in Berlin.

Auf der vorjährigen Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Meran hat der verdienstvolle Wiener Zoologe B. Hatschek eine neue Vererbungshypothese [1]) aufgestellt, die im folgenden kritisch besprochen werden soll. Die Hypothesen und Theorien sind das Salz der Wissenschaft. Sie bilden das einigende Band, welches die Fälle der Einzelbeobachtungen zusammenhält, und wie erst durch den geistigen Bauplan des Architekten Stein auf Stein so gefügt wird, dass ein einheitliches künstlerisches Gebäude entsteht, so ordnen und sichten die Theorien die Tatsachen der einzelnen Erfahrungsgebiete und schaffen aus ihnen den komplizierten Aufbau einer Wissenschaft. Aber gerade weil die Theorien eine so fundamentale Bedeutung für die Entwicklung der Wissenschaft haben, muss jede „neue" auf das Gewissenhafteste geprüft und mit den vorhandenen genau verglichen werden, um den angeblichen theoretischen Fortschritt klar zu erkennen. Eine solche Prüfung scheint mir nun zu ergeben, dass erstens die wirklich neuen Gedanken Hatschek's mit dem Vererbungsproblem nur in einem ganz losen

1) B. Hatschek, Hypothese der organischen Vererbung. Leipzig. W. Engelmann. 1905. p. 44.

Zusammenhang stehen und für dieses — mögen sie im übrigen richtig oder unhaltbar sein — nicht weiter in Betracht kommen; dass zweitens Hatschek's Versuch, eine Vererbung somatogener Veränderungen nur durch chemische Reizleitung zu erklären — ein Versuch, der übrigens schon wiederholt gemacht worden ist — mit einer ganzen Reihe von Tatsachen kaum zu vereinigen ist; und dass drittens seine Bemühungen, die Determinantentheorie zu erschüttern und durch ein Prinzip der fortschreitenden chemischen Konstitutionsänderung des Zellplasmas zu ersetzen, nicht als gelungen bezeichnet werden dürfen, da seine Theorie ganz durchsetzt ist von deterministischen Vorstellungen. Bei aller Hochachtung vor der nicht geringen Gedankenarbeit dieses theoretischen Versuchs und obwohl ich mit Hatschek darin übereinstimme, dass die Möglichkeit einer Vererbung erworbener Eigenschaften zugegeben werden muss, weil zahllose Tatsachen sonst einfach unerklärlich sind, so glaube ich nicht, dass wir auf diesem Erklärungswege einen Schritt weiter kommen.

Hatschek geht von der Vorstellung aus, dass im Protoplasma zwei verschiedene Arten von Biomolekülen vorhanden sind, erstens die „Ergatüle", welche unter Stoffaufnahme und -abgabe ergastische Prozesse, d. h. Arbeit irgendwelcher Art leisten, ohne aber die Fähigkeit des Wachstums und der Vermehrung zu haben, und zweitens die „Generatüle", welche keine eigentliche funktionelle Arbeit leisten, aber die Fähigkeit des Wachstums und der Vermehrung auf Grund von Assimilation und Dissimilation besitzen und diese Gabe auf die Ergatüle übertragen, indem sie sich ihnen angliedern und dabei ihre charakteristische Eigenart auf sie übertragen. Sie werden gleichsam zum „chemischen Radikal" der Ergatüle und werden „daher mittelbar bestimmend für alle Eigenschaften des Körpers". Die Ergatüle sitzen hauptsächlich im Zellleib, während die Generatüle dem Zellkern, besonders den Chromosomen, angehören und diesen dadurch zum Träger der Vererbungserscheinungen machen.

Es leuchtet sofort ein, dass uns hier in der generativen Substanz im Prinzip derselbe Begriff entgegentritt, den Nägeli als „Idioplasma" und den Weismann als „Keimplasma" bezeichnet. Es ist diejenige Substanz, welche der Art ihr spezifisches Gepräge aufdrückt und bewirkt, dass aus dem Froschei nur ein Frosch, aus dem Krötenei in demselben Tümpel und unter den gleichen äußeren Bedingungen nur eine Kröte werden kann. Neu ist bei Hatschek jedoch der Gedanke, dass diese Substanz in allen Zellen auch das Wachstum und die Teilung veranlasst, während sonst ganz allgemein angenommen wird, dass jede normale Zelle ganz unabhängig von dem Vorhandensein oder dem Fehlen des Keimplasmas zu assimilieren, d. h. den mit der Arbeit verbundenen Stoffverlust durch Stoff-

aufnahme zu decken vermag und daher auch unter bestimmten Umständen imstande ist, zu wachsen und sich zu teilen, denn das Wachstum ist erhöhte Assimilation, wobei ein Plus von Protoplasma gebildet wird, und muss zur Teilung führen, sobald das individuelle Größenmaß überschritten ist. Ich sehe auch nicht ein, weshalb wir diese althergebrachte Auffassung aufgeben sollen, zumal ja die Ergatüle nach Hatschek ebenfalls assimilieren. Hatschek begründet seine Vorstellung mit den Worten: „Es erschien mir unwahrscheinlich, dass die tausendfältigen Arten von Biomolekülen, welche auf je einen spezifischen Arbeitsprozess, bezw. auf einen besonderen chemischen Vorgang abgestimmt sind, zugleich auch zu einem anderen besonderen chemischen Vorgang, dem generativen Prozess geeignet sein sollen" (p. 9). Nun scheint es mir durchaus nicht erwiesen zu sein, dass das Wachstum und die Teilung ein „besonderer chemischer Vorgang" ist, der von den übrigen chemischen Umsetzungen, die mit der Assimilation verbunden sind, so verschieden ist, dass man besondere Biomoleküle für sie annehmen muss. Nach demselben Prinzip könnte man eigenartige Biomoleküle für die Atmung, für die Stickstoffausscheidung, kurz für jeden bestimmten chemischen Vorgang aufstellen. Hierzu liegt meines Erachtens erst dann Grund vor, wenn gewisse Tatsachen gebieterisch eine solche Hypothese fordern. Die bloße Möglichkeit, sich derartige getrennte Biomoleküle denken zu können, genügt nicht. Da solche Tatsachen bis jetzt fehlen, so ist die hypothetische Spaltung der Biomoleküle in Ergatüle und Generatüle zurzeit unnötig und daher als nicht berechtigt zurückzuweisen. Ich bleibe daher bei der alten Auffassung, dass die Biomoleküle nicht nur ihre spezifischen Funktionen, sondern auch auf Grund ihres Assimilationsvermögens die Fähigkeit des Wachstums und eventuell auch der Vermehrung besitzen. Aber selbst wenn man sich auf den Boden der Hatschek'schen Hypothese stellt, so ist damit für das Vererbungsproblem nichts gewonnen, denn für dieses kommt es nur darauf an, dass die generative Substanz als „Keimplasma", als Träger der spezifischen Erbmasse funktioniert und deshalb die Charaktere des Zellplasmas mehr oder weniger bestimmt; ob sie daneben das Zellplasma auch noch zum Wachstum und zur Vermehrung reizt resp. befähigt oder ob nicht, ist für das Verständnis der Vererbung gleichgültig. Ich komme also zu dem Schluss, dass die neue hypothetische Grundlage der Hatschek'schen Auffassung im besten Falle nur in einem äußerlichen Zusammenhange mit dem Vererbungsproblem steht.

Wenn nun Hatschek weiter annimmt, dass sich die generative Substanz in allen Körperzellen, nicht nur in den Keimzellen, befindet, so bewegt er sich auch hier in bekannten Bahnen. Schon Nägeli ließ, gestützt auf die Regenerationserscheinungen der Pflanzen, das

Idioplasma in allen Körperzellen seinen Sitz haben; dasselbe gilt für die Pangene von De Vries, die sich von den Pangenen Darwin's ja gerade dadurch unterscheiden, dass sie sich in ihrer Gesamtheit auf alle Kerne verteilen, während gleichzeitig in jedem Kern nur ein bestimmtes Pangen aktiv wird und der betreffenden Zelle zu ihrer besonderer Struktur verhilft. Endlich nimmt auch Weismann zur Erklärung der Knospung und Regeneration an, dass ein „Nebenkeimplasma" in verschiedene Körperregionen gelangen kann, welches entweder mit dem Keimplasma identisch ist und dann den ganzen Organismus aus sich hervorgehen lässt, oder wenigstens soviele Determinanten enthält, wie zum Ersatz des verlorenen Teiles nötig sind. Von solchen Nebenkeimplasmen unterscheidet er darnach erstens „inaktives Keimplasma", welches den ganzen Körper neu bilden kann (z. B. aus einem Bruchstücke eines Begonienblattes), zweitens „Knospungskeimplasma" und drittens „Regenerationskeimplasma", denn Knospung und Regeneration verlaufen bei demselben Organismus zuweilen verschieden und kommen nicht immer zusammen vor. Wir sehen also, dass die Ubiquität der generativen Substanz eine den früheren Vererbungstheoretikern geläufige Auffassung ist, und dass sich Hatschek im Irrtum befindet, wenn er sagt (p. 14), dass nach Weismann nur die Kerne der Fortpflanzungszellen den vollständigen Determinantenkomplex besitzen.

Hatschek sagt in dem Vorworte seines Vortrags, derselbe wende sich vornehmlich gegen die „Determinantenhypothese", durch welche die alte Präformationslehre in einem gewissen Sinne ihre moderne Wiederholung gefunden habe. Er versteht darunter alle Theorien, welche schon in die Eizelle präexistente Teilchen hineinlegen, durch welche die Gesamtheit der organischen Differenzierungen später hervorgerufen wird. Er rechnet hierhin die Theorien von Darwin, De Vries, Nägeli, Weismann und im gewissen Sinne auch von O. Hertwig. Diese Auffassung verwirft Hatschek und proklamiert dafür die „Lehre von der durch die Entwicklung sich steigernden organischen Mannigfaltigkeit". Die Differenzierung im Laufe der Ontogenie hängt nach ihm ab von den Ergatülen des Protoplasmas, von denen in der Eizelle zunächst nur eine Anzahl „primäre" von relativ einfachem chemischen Bau vorhanden sind, die aber dann „durch eine in divergenten Richtungen fortschreitende, chemische Konstitutionsänderung" immer verschiedenartiger werden und dadurch die ganze Fülle von Strukturen und Geweben des ausgewachsenen Organismus hervorrufen. Hierbei geht die generative Substanz, also das Keimplasma nach der früheren Ausdrucksweise, unverändert auf die Kerne aller Körperzellen über und bleibt dabei stets dieselbe „relativ einfache Primitivsubstanz". Wäre Hatschek bei dieser Auffassung stehen geblieben, so hätte er sich tatsächlich

in einen Gegensatz zu den bisherigen Theorien gestellt und sich von allen präformistischen Anwandlungen frei gehalten. Als reiner strenger Epigenetiker hätte er nur noch die weitere Konsequenz zu ziehen brauchen, dass alle diese chemischen Umwandlungsreihen auf Kosten des Deutoplasmas geschehen und durch die äußeren Faktoren veranlasst werden, wie sie im Wechsel des Milieus und der Lagebeziehungen der Zellen zueinander zum Ausdruck gelangen. Diesen Schluss zieht er jedoch nicht[1]), vermutlich weil es bei dieser Vorstellung unverständlich geblieben wäre, wie Veränderungen an der Peripherie des Körpers, im Soma, derartig auf die ganz anders beschaffenen Keimzellen einwirken können, dass sie von diesen vererbt werden. So sehen wir denn Hatschek mit vollen Segeln in das von ihm angeblich gemiedene präformistische Fahrwasser zurückkehren. Auf p. 12 und 13 erfahren wir, dass die relativ einfache generative Substanz „Teilchen" abgibt, welche sich in die ergastischen Moleküle umwandeln, gleichsam zu ihren chemischen Radikalen werden und dadurch die Natur aller im Körper vorhandenen Ergatüle bestimmen, und p. 33 wird die Vererbung erworbener Eigenschaften dadurch plausibel gemacht, dass ein bestimmter „Bezirk" der generativen Substanz, welcher beim Übertritt in ein Ergatül einer Körperzelle dessen spezifische Eigenschaften hervorrief, auch in den Kernen der Keimzellen vorhanden ist und dass daher eine gleichsinnige Veränderung dieser Bezirke durch denselben chemischen Reiz postuliert werden darf. Aus diesen Sätzen weht echter Geist der Determinantenlehre, denn es ist klar, dass diese „Bezirke" der generativen Substanz begrifflich identisch sind mit den Determinanten von Weismann und den Pangenen von Darwin und de Vries: es sind präexistente, die Funktion des Zellplasmas auslösende Atomgruppen der Vererbungssubstanz. Auch diese Forscher denken sich natürlich die „Vererbungseinheiten" nicht nur als morphologisch different, sondern von verschiedener chemischer Konstitution, denn sonst wären ihre spezifischen Wirkungen unverständlich. Ob man nun außerdem noch mit Hatschek das Zellplasma vom Eistadium an durch alle Phasen der Ontogenie hindurch nach divergenten Richtungen chemisch sich verändern lässt und hierin einen zweiten funktionsbestimmenden Faktor sieht, oder ob man diese Frage zunächst noch offen lässt, ist nebensächlich, da wohl alle Forscher darüber einig sind, dass beständig chemische Umsetzungen stattfinden im Protoplasma des Embryos, ohne dass man ihre formative Bedeutung zurzeit näher analysieren könnte. Hatschek selbst (p. 28) scheint die Inkonsequenz seiner Theorie gefühlt zu haben, denn er

1) Auf p. 15 wird nur gesagt, dass die gesetzmäßig fortschreitende chemische Umwandlung „je nach den einwirkenden Umständen geschieht", wobei es offen bleibt, ob diese Umstände äußere oder innere sind. Hingegen werden alle Variationen, also die neu auftretenden Veränderungen, auf äußere Umstände zurückgeführt (p 40).

schreibt: „Man wird nun vielleicht meinen, dass diese Vorstellungen mit jenen der Determinantenlehre im wesentlichen übereinstimmen, nur dass hier die ganze Komplikation in das Molekül selbst verlegt sei. Es ist aber daran zu erinnern, dass die gesamte Komplikation des Generatüls in alle von ihm ableitbaren Ergatüle übergeht, und dass nicht etwa eine Auseinanderlegung der verschiedenen Teile des Moleküls oder ein zeitweilig aktiver und inaktiver Zustand des einen oder des anderen Teiles zur Erklärung der Differenzierung des Körpers in Anspruch genommen wird." Hierin liegt ein Widerspruch zu der Behauptung auf p. 33, dass nur ein „Bezirk" der generativen Substanz die spezifische Eigenschaft des Ergatüls veranlasst hat, denn das heißt natürlich so viel wie, dass sämtliche übrige Bezirke für die Genese jener Eigenschaft inaktiv und ausgeschaltet waren. Ich kann mir einen solchen Prozess auch nicht ohne eine „Auseinanderlegung" irgendwelcher Art vorstellen. Wenn das generative Molekül mit seiner ganzen komplizierten atomistischen Struktur in ein Ergatül eindringt und nun eine bestimmte Atomgruppe des ersteren auf das letztere einwirken soll, so muss sich diese Gruppe selbstverständlich frei machen und abspalten, sonst kann sie keine chemische Wirkung hervorrufen. Der abgespaltene Bezirk kann ja später durch Wachstum ersetzt werden, sodass das im Ergatül befindliche Generatül dadurch nicht auf die Dauer einen einfacheren Bau erhält. Man kann unmöglich annehmen, dass das Generatül völlig intakt bleibt und keine atomistische Veränderung erleidet und dass dabei trotzdem eine Atomgruppe desselben eine chemische Wirkung ausübt, denn chemische Kräfte können erst frei werden durch Aufhebung vorhandener Atombindungen.

Hatschek denkt sich offenbar die Wirkung einer Atomgruppe des Generatüls als eine katalytische nach Art der Enzyme, von denen vielfach angenommen wird, dass sie chemisch wirken, ohne sich dabei atomistisch zu verändern. Da diese Auffassung aber bekanntlich dem Gesetz von der Erhaltung der Kraft widerstreitet, so nehmen andere Chemiker an, dass die Katalysatoren nur scheinbar unverändert bleiben, in Wirklichkeit sich hingegen zersetzen, dadurch chemische Energie frei machen und dann wieder in den ursprünglichen Zustand zurückkehren. Wirken die Katalysatoren hingegen physikalisch, etwa durch Bindung oder Abgabe von Wärme, oder dienen sie nur dazu[1]), das Zeitmaß der chemischen Umsetzung zu bestimmen, also diese zu beschleunigen oder zu verlangsamen, so liefern sie nur die äußeren Bedingungen für das Eintreten und den Verlauf der Reaktion. Mir erscheint die Annahme von Hatschek, dass die verschiedenen Atomgruppen des Generatüls differente

1) Diese Ansicht vertritt W. Ostwald in seinen „Vorlesungen über Naturphilosophie" 1902 p. 327.

katalytische Wirkungen auf die Ergatüle ausüben, sehr gewagt und bei der derzeitigen Unsicherheit auf dem Gebiet der feineren enzymatischen Prozesse auch verfrüht; aber auf jeden Fall entfernen wir uns damit nicht von dem Boden der Determinantenlehre, denn für diese ist es gleichgültig, ob die Determinante durch Austritt aus dem Keimplasma, oder katalytisch wirkt.

Es sei hier noch auf einen kleinen Widerspruch anderer Art aufmerksam gemacht. Auf p. 12 und 14 wird die generative Substanz als „relativ einfach" bezeichnet, während wir p. 26 und 27 lesen, dass das „Riesenmolekül" derselben ganz außerordentlich zusammengesetzt ist, und dass in dieser Beziehung „unseren Vorstellungen über die Komplexität des Moleküls der allerweiteste Spielraum freisteht". Meines Erachtens lässt sich nur die letztere Auffassung verteidigen und tatsächlich wird sie ja auch von Hatschek so ausdrücklich betont, dass das „relativ einfach" wohl als ein lapsus calami angesehen werden kann. Das Riesenmolekül soll in seiner atomistischen Struktur mehrere engumgrenzte, lokalisierte Veränderungen gleichzeitig erleiden können, wodurch dann verschiedene Arten von Ergatülen zu funktionellen Änderungen veranlasst werden. Es ist klar, dass von einer einfachen Erbmasse keine Mehrheit der Wirkungen ausgehen kann. Deshalb rechnet auch die Determinantenlehre mit einer Fülle von Vererbungseinheiten. Soll man sich diese bloß als chemische Einheiten im Sinne Hatschek's, oder als morphologisch und chemisch begrenzte Körperchen vorstellen, wie Weismann und de Vries dies annehmen? Ich kann mich nur den letzteren Forschern anschließen, denn erstens rechnet die moderne organische Chemie ebenfalls damit, dass eine stereometrisch differente Anordnung derselben Atome verschiedene Qualitäten bedingt, und mit dieser räumlichen Betrachtungsweise ist der Übergang zur morphologischen Auffassung vollzogen. Zweitens ist das Protoplasma bekanntlich eine „historische" Substanz, welches eine Menge Reminiszenzen aus älterer und jüngerer Zeit mit sich führt. Es scheint mir unmöglich, solche von der Zeit abhängige Werte nur chemisch erklären zu wollen, denn für eine chemische Umsetzung ist es gleichgültig, ob sie schon einmal dagewesen ist oder nicht. Also müssen auch hier morphologische Verhältnisse mit im Spiel sein. Drittens sehen wir, dass in unseren Maschinen, denen doch ebenfalls eine gewisse „Organisation" zukommt, die verschiedenen Teile aus derselben chemischen Substanz, z. B. in einer Lokomotive aus Eisen, bestehen, aber durch ihre verschiedene Form die einzelnen Leistungen bedingen. Daher kann man auch für das Keimplasma morphologisch differente, aber chemisch vielfach gleiche Determinanten annehmen. Solche Erwägungen werden vermutlich auch für Nägeli maßgebend gewesen sein, als er die Ansicht vertrat, dass die Qualität des Idioplasmas nicht nur chemisch bedingt sei.

sondern von der „Konfiguration" des Querschnitts der Mizellreihen abhänge.

Der letzte Punkt der Hatschek'schen Theorie, welcher hier besprochen werden soll, betrifft den Modus der Übertragung der somatischen Veränderung auf die Keimzellen, also die Frage der Erklärbarkeit einer Vererbung erworbener Eigenschaften. Hatschek ist überzeugt — und ich stimme ihm hierin vollkommen bei —, dass eine solche Übertragung stattfindet, und er weist besonders auf die „Koaptationen" hin, d. h. auf die zahlreichen harmonischen Umgestaltungen der einzelnen Teile eines sich verändernden Organs, die nach Hatschek unverständlich bleiben, wenn man nur mit einer Selektion blastogener Qualitäten rechnet[1]). Unser Autor nimmt an, dass die Ergatüle neben ihren Dissimilationsprodukten „kleinste Trümmer oder Splitter" absondern, die „Ergatine". Diese üben einen chemischen Reiz aus auf das im Zellkern ihrer Zelle befindliche Generatül und zwar „infolge ähnlicher Atomanordnung ... gerade auf jenen Bezirk des Generatüls ..., welcher genetisch für die spezifischen Eigenschaften des Ergatüls bestimmend war, von welchem eben jene Ergatine sich abgespalten haben" (p. 33). Durch das Blut und die Körpersäfte werden die Ergatine überall hingeleitet, wobei sie natürlich verdünnt werden, und können somit auch auf denselben Bezirk in den Generatülen der Keimzellen einen gleichsinnigen, wenn auch abgeschwächten Reiz ausüben. Dieses „Prinzip der adaequaten Abänderungen" ist keineswegs neu. In der unten zitierten Schrift (S. 78) habe ich es ausführlich erörtert, indem ich von der Vorstellung ausging, dass in allen Kernen sich Keimplasma befindet und dass diese Erbmassen durch „Leitungsbahnen" irgendwelcher zurzeit nicht bekannter Art untereinander verbunden sind. „Eine somatische Erwerbung ruft daher, wenn sie durch einen hinreichend starken und andauernden Reiz hervorgerufen wird, eine gleichsinnige Veränderung des genitalen Keimplasmas hervor, wenngleich natürlich diese Veränderung um so schwächer ausfallen wird, je weniger direkte Leitungsbahnen zwischen dem betreffenden peripheren und dem genitalen Keimplasma existieren. Dauert aber der Reiz auf das Soma durch Generationen an, so muss schließlich die Veränderung im genitalen Keimplasma denselben Grad erreichen, wie er an der Peripherie schon früher erreicht wurde, wobei ich voraussetze, dass das Keimplasma überhaupt nur bis zu einem gewissen Grade auf einen Reiz reagiert, dann aber sich an ihn gewöhnt ... Ich halte es für verfrüht, diese Gedanken im einzelnen weiter auszubauen und zu einer „Vererbungs-

1) Diese Begründung des Prinzips der Vererbung erworbener Eigenschaften halte ich nicht für einwandsfrei; ich gehe aber hier nicht näher darauf ein, sondern verweise auf mein Buch: Die Bedeutung des Darwin'schen Selektionsprinzips und Probleme der Artbildung. Leipzig, Engelmann. 2. Aufl. 1903, p. 78ff.

theorie" zu erweitern. Dazu sind unsere Kenntnisse auf dem Gebiete der Vererbung zu lückenhaft. Ich lasse es daher ganz offen, ob das somatische Keimplasma durch den äußeren Reiz in toto verändert wird oder nur in einem Teil, etwa in der Determinante der vom Reiz getroffenen Zellen; ob diese Änderung eine chemische ist oder in einer Umlagerung der Determinanten oder in einem veränderten Wachstum besteht. Es genügt die Annahme, dass eigenartige Schwingungen den Reiz, der an irgend einer Stelle auf das somatische Keimplasma ausgeübt wird, bis zu den Genitalzellen weiterleiten, sodass er hier eine gleichsinnige, wenn auch abgeschwächte Veränderung des genitalen Keimplasmas bedingt." Diese Vorsicht scheint mir auch jetzt noch geboten. Eine chemische Reizleitung vom Soma zu den Genitalzellen, wie sie erst kürzlich von Rabl[1]) befürwortet wurde und jetzt wieder von Hatschek angenommen wird, scheint mir aus mehrfachen Gründen schwer verständlich zu sein. Erstens sei an das Galton'sche Experiment erinnert, welcher das Blut von weißen Kaninchen in schwarze einführte, sogar bis zu einem Drittel der Gesamtmenge, ohne dass die Konstanz der schwarzen Rasse dadurch aufgehoben wurde. Welche Fülle von „weißen" Ergatinen müssen hierbei auf die „schwarzen" Ergatüle eingewirkt haben, und trotzdem keine Änderung! Zweitens erweist sich veränderte Ernährung, welche doch die chemische Zusammensetzung des Blutes modifiziert, fast ausnahmslos als unwirksam für die Vererbung. Fast alle Tiere eines zoologischen Gartens erhalten ein anderes Futter, als sie in der Freiheit gewöhnt sind, und bei manchen ist der Wechsel sogar sehr intensiv, und trotzdem fallen die Nachkommen nicht anders aus als die Eltern. Man denke ferner an die Blattgallen, in denen doch nachweislich ein starker chemischer Reiz die Wucherung des Gewebes veranlasst, ohne dass die geringsten Spuren einer Vererbung zu konstatieren sind. Wie soll es weiter möglich sein, Größenschwankungen der Organe, die doch bei phyletischen Umwandlungen eine bedeutende Rolle spielen, durch Ergatine zu erklären? Ändern sich diese in ihrer chemischen Konstitution, so muss man eine qualitative Änderung des beeinflussten Ergatüls erwarten, aber keine quantitative. Wie soll man es endlich verstehen, dass alle die Hunderte oder Tausende von Ergatinen, welche von den verschiedenartigen Ergatülen produziert werden und sich in derselben Blutflüssigkeit befinden, unverändert neben einander bestehen bleiben und sich nicht gegenseitig chemisch umsetzen. So viele Gedanken, so viele Fragezeichen! Da die Nerven für die Weiterleitung der somatischen Veränderungen gleichfalls nicht verantwortlich gemacht werden können, so bleibt meines Er-

1) Vgl. hierzu meine Besprechung der Rabl'schen Schrift: „Über die züchtende Wirkung funktioneller Reize" im Arch. f. Rassenbiologie, Bd. I, p. 446—49.

achtens zurzeit nichts anderes übrig als das offene Eingeständnis, dass das „Wie" der Übertragung erworbener Eigenschaften uns durchaus unverständlich ist. Deshalb wird aber niemand die Berechtigung dieser Annahme bestreiten, ebensowenig wie heutzutage ein nur halbwegs orientierter Zoologe die Richtigkeit der Deszendenzlehre bezweifelt, obwohl über die maßgebenden Faktoren der Evolution noch viel Unklarheit herrscht. Wir können nicht verhindern, dass die Neo-Darwinisten aus jenem Eingeständnis Kapital schlagen, sondern müssen uns vorderhand mit dem theoretischen Nachweis der Möglichkeit einer Reizleitung vom Soma zu den Keimzellen begnügen. Erstens hängen die sekundären Geschlechtscharaktere vielfach korrelativ von den Keimdrüsen ab, es besteht also eine Reizleitung von diesen zum Soma, woraus zu schließen ist, dass auch der umgekehrte Weg möglich sein muss. Zweitens sprechen, wie ich schon früher betont habe (ibid. p. 82), die Fischer'schen Vererbungsexperimente in hohem Maße dafür, dass identische Determinanten an der Peripherie des Körpers und im Innern der Keimzellen gleichsinnig verändert werden können, denn sonst ist nicht zu verstehen, dass die auf die Schmetterlingspuppe einwirkende Kälte in der Flügelanlage und in den Eiern die gleiche Veränderung bewirken kann, sodass die aus diesen Eiern entstehenden Falter dieselbe nur etwas schwächere Aberration zeigen wie die Eltern, obwohl sie als Raupe und Puppe unter normalen Verhältnissen aufwachsen. In diesem einzigen sicher konstatierten Beispiele einer Vererbung einer experimentell erworbenen Eigenschaft handelt es sich zweifellos nicht um eine chemische, sondern um eine physikalische Reizleitung von der Peripherie des Körpers bis zu den Keimdrüsen, und wenn eine solche für Kälte möglich ist, so ist nicht einzusehen, warum Wärme, Licht und mechanische Reize der verschiedensten Art nicht unter Umständen ebenfalls bei den somatischen und den germinativen Determinanten adaequate Veränderungen bewirken können. Damit soll nicht gesagt sein, dass eine chemische Reizleitung für alle Fälle ausgeschlossen ist. Wird ein Ergatin produziert, das sich zwischen all den verschiedenartigen Bestandteilen der Körpersäfte unverändert erhält, so ist anzunehmen, dass die korrespondierende Determinante durch dasselbe in den Keimzellen adaequat modifiziert wird. Ein solcher Fall wird aber wohl nur selten eintreffen, und daher stimme ich Hatschek nicht zu, wenn er nur für eine chemische Reizleitung eintritt, sondern stehe auf dem Standpunkt, dass, theoretisch betrachtet, eine Übertragung durch physikalische Kräfte ebenso denkbar ist und durch das Experiment sogar gestützt wird. Aber vor allem ist offen zu bekennen, dass über das „Wie" dieser Übertragung zurzeit nichts Näheres bekannt ist.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass Hatschek's Vererbungstheorie keinen wirklichen theoretischen Fortschritt bedeutet. Neu

sind an ihr zwei Gedanken, die beide höchst unwahrscheinlich sind: dass erstens die Fähigkeit spezifischer Arbeitsleistungen und des Wachstums (resp. der Teilung) an verschiedene Biomoleküle gebunden ist, und dass zweitens die verschiedenen Atomgruppen des Keimplasmas katalytisch das Zellplasma beeinflussen. Aber diese beiden Gedanken sind für das Vererbungsproblem nebensächlich. Im übrigen bewegt sich Hatschek auf denselben Bahnen, wie frühere Theoretiker: die Erbsubstanz befindet sich in allen Körperzellen, ihre verschiedenen „Bezirke" üben wie die Determinanten spezifische Wirkungen auf das Plasma der Körperzellen aus, und von letzteren ausgehende Reize bewirken im somatischen und im germinativen Keimplasma gleichsinnige Veränderungen, woraus die Möglichkeit einer Vererbung erworbener Eigenschaften erhellt. Es ist also Hatschek keineswegs gelungen, so wie er es in dem Vorworte ankündigt, die Determinantentheorie zu erschüttern, denn eine Analyse seiner Hypothese zeigt, dass sie selbst durch und durch deterministisch gedacht ist. Es scheint mir überhaupt ein vergebliches Bemühen zu sein, diese spekulativen Elemente aus der Biologie zu entfernen, denn die Vererbungslehre kann solche repräsentative Teilchen ebensowenig entbehren wie die Chemie die Atome. Der Gegensatz zwischen Präformation und Epigenese lässt sich heute nicht mehr scharf durchführen, denn eine epigenetische Entwickelung lässt sich nur aufbauen auf einer mehr oder weniger präformierten Grundlage, dem von praeexistenten Anlagen erfüllten Keimplasma; ob man diese „Bezirke", Vererbungseinheiten, Determinanten, Pangene oder sonst irgendwie nennt, ist nebensächlich.

Über die Ursachen der Disposition und über Frühsymptome der Raupenkrankheiten.

Von Dr. med. E. Fischer in Zürich.

(Schluss.)

Außer der abnormen Beschaffenheit der Nahrung dürfte aber bei den Nonnenraupen, was ich betonen möchte, eine Degeneration infolge der rapiden ungeheuren Vermehrung mitwirken, da sich der Organismus dieser Tiere hierdurch nach kurzer Zeit erschöpfen wird. Obgleich diese Degeneration bestritten wird, möchte ich sie doch annehmen, weil mit der Nahrungsverderbnis allein das plötzliche und gänzliche Erlöschen der Nonnenplage nicht erschöpfend zu erklären ist; denn an der Grenze des vorjährigen Fraßherdes stehen eben doch ganz gesunde Bäume, die einem großen Teile der nächstjährigen Raupen gewiss genügend gesundes Futter bieten würden. Im Innern des Fraßherdes würden die

Raupen wohl zugrunde gehen, an der Peripherie aber jedes folgende Jahr sich weiter ausdehnen. Der Raupenfraß käme so in großen Wäldern von annähernd gleichem Bestande gar nicht zum Erlöschen, bis der ganze Wald kahl gefressen wäre. Es ist doch auffallend, dass gewisse Falterarten im einen Jahre oft massenhaft auftreten, und im nächsten wieder fast gänzlich fehlen, als ob sie ausgestorben wären, ohne dass Krankheit oder ungünstige Witterung oder Mangel und Verderbnis der Nahrung als Ursache nachgewiesen werden könnte.

Inwieweit Witterungsverhältnisse zur Beseitigung der schädlichen Raupen mitwirken, ist bisher wenig ermittelt, es scheint mir aber eine solche Wirkung nicht geleugnet werden zu dürfen; ich möchte dies wenigstens daraus schließen, dass eine große, bis nach der letzten Häutung zu Hause erzogene Gesellschaft von *antiopa*-Raupen, die ich im Freien auf 3 Weidensträuche setzte, um sie kurz vor völliger „Reife" wieder zu holen, nach wenigen Tagen an Flacherie durchweg zugrunde gingen, nachdem sie schon nach den ersten 2 Stunden ihrer Freiheit von einem schweren Gewitter mit ca. 16 Stunden andauerndem starkem Regen und Wind und bedeutendem Temperatursturze überfallen worden waren, während einige zu Hause behaltene Geschwister und ebenso zwei Gesellschaften von *antiopa*-Raupen, die überhaupt in jener Gegend von Anfang an gelebt und nie in Gefangenschaft gewesen, vortrefflich gediehen.

Jene verunglückten *antiopa*-Raupen waren durch die künstliche Zucht (Domestikation) offenbar etwas verweichlicht, z. T. wohl auch wegen nicht immer völlig frischen Futters disponiert worden.

Es reiht sich hieran gleich die Erörterung über die fast rätselhafte Erscheinung, dass die Flacherie in der freien Natur nicht nur — und vorwiegend — in nassen Sommern, sondern auch in recht heißen und trockenen vorkommt.

Standfuß hat in Anlehnung an die Äußerung Maillot's angenommen, dass die Seuche in nassen Jahrgängen deshalb besonders stark auftrete, weil durch die Feuchtigkeit und Nässe viel organisches Leben zugrunde gehe und Fäulnisprodukte liefere die dazu noch durch jene leicht verbreitet würden, dass dann durch Aufnahme dieser Fäulnisprodukte mit der Nahrung etwa durch einen daraus folgenden Darmkatarrh oder Ähnliches bei den Raupen eine Prädisposition für die Infektion geschaffen werden könne, nicht aber die Infektion selbst mit Flacherie, oder irgendeiner verwandten Krankheit, denn diese hätten ihre spezifischen bakteriellen Träger.

Meine experimentellen Untersuchungen sprechen kaum für eine solche Auffassung; dass Fäulnisstoffe aufgenommen werden

und etwa zu Katarrh führen, ist sehr fraglich, jedenfalls ist dieser Vorgang durch Maillot nicht einwandfrei bewiesen und sie würde für das Auftreten der Seuche in regenarmen Sommern so ziemlich versagen, wie denn auch für diesen letztern Fall bisher keine Erklärung gegeben oder auch nur versucht wurde. Fäulnisprodukte würden indessen ohne Ausnahme mit den sie bewirkenden Fäulnisbakterien massenhaft durchsetzt sein; aber bei der Flacherie sind Fäulnis und Fäulnisbakterien weder im Darme noch im Blute bestimmt nachgewiesen worden, auch erinnert der Flacheriegeruch, wie schon oben bemerkt, nicht an Fäulnis.

Die genannten Fälle sind vielmehr darauf zurückzuführen, dass bestimmte Pflanzen in nassen Sommern durch fortwährend zu starke Benetzung der Blätter mit Regen und dadurch behinderte Transpiration, sowie infolge zu starker Durchtränkung des Bodens mit Wasser und dadurch bedingte Schädigung der Wurzeln und auch durch anhaltend starke Wasseraufnahme eine Stoffwechselabnormität, zum mindesten eine chemische Veränderung der Blätter erfahren, wie wir sie beim Kontrollversuche mit eingefrischten Pflanzenstengeln in kurzer Zeit entstehen sahen. Andererseits werden in heißen Jahrgängen durch starke Austrocknung die Blätter erfahrungsgemäß ebenfalls geschädigt; nur kommt es dabei vor, dass die mehr trockene Nahrung die Entwickelung der Raupe zur Puppe wesentlich beschleunigt; was ich bei *antiopa*, *polychloros*, *xanthomelas*, *cardui* u. a. wiederholt beobachten konnte. Auch aus der Pflanzenwelt ist es bekannt, dass Trockenheit, wenn nicht zu extrem, die Reifung beschleunigt, aber dabei das Wachstum, d. h. die Massenzunahme des Individuums beeinträchtigt. Durch die schnellere Entwickelung entgehen aber viele Raupen der Infektion, denn je länger jene dauert, desto größer ist für eine bestimmte Art das Risiko, was gleichfalls bei den Raupenzuchten zu konstatieren ist[1]).

Alexander Schmidt berichtet, dass die sogen. Wipfelkrankheit der Nonnenraupe nicht besonders durch nasskalte, sondern durch trockene Witterung gefördert wurde. Aber hier liegt m. E. ein ganz besonderer Fall, eine Ausnahme eigentümlicher Art vor, denn bei dem massenhaften Beisammensein der Raupen und der Nährpflanzen im dichten Nadelholzwalde kann hier in der Trockenheit nicht der Veranlasser der Infektionskrankheit erblickt werden, weil bei der sehr gleichmäßig bleibenden Feuchtigkeit des Waldbodens eine Schädigung der Pflanzen durch Trockenheit kaum stattfinden kann; diese letztere dient nur dazu, bereits aus

1) Für die schädigende Wirkung sowohl nasser als trockener Witterung für Pflanzen ist auch die allzubekannte Tatsache beweisend, dass Topfpflanzen ihre Blätter verändern, selbst wenn sie nur ganz kurze Zeit zu nass oder zu trocken gehalten werden.

anderen Gründen an Flacherie verendete Raupen alsbald zum Vertrocknen zu bringen und damit zu einer raschen Verbreitung der Seuche durch Verwehen der zerfallenen und verstäubten Raupenleichen resp. der darin enthaltenen Infektionskeime zu führen. Dies stimmt ausgezeichnet mit der von Schmidt, Henschel u. a. gemachten Beobachtung überein, dass die Flacherie, sobald sie einmal ausgebrochen, in der Richtung des dann gerade herrschenden Windes in ganz auffallender Weise fortschritt. Wäre durch Trockenheit verdorbene Nahrung die Ursache gewesen, so hätte die Krankheit auch in der dem Winde entgegengesetzten Richtung sich ebensogut und rasch ausdehnen und überhaupt oftmals schon im ersten Fraßjahre auftreten müssen.

Selbstverständlich sind alle diese Momente je nach Pflanzen- und Raupenart, je nach Zeit, Standort u. dgl. mehr erheblichen Schwankungen unterworfen.

Für solche Fälle, wo große Raupenmengen sich anhäufen, nimmt Standfuß zwei disponierende Momente an; erstens das Vorhandensein einer großen Menge schwächlicher Individuen, die der Seuche gute Angriffspunkte bieten und ihr zuerst anheimfallen und von denen sie dann auch auf die kräftigen Stücke übergehe; zweitens die bereits erwähnte, übrigens auch in der Landwirtschaft schon längst bekannte Erscheinung, dass das starke Abweiden der Blätter durch Raupen eine Störung und dadurch ein Verkümmern der Laubsprosse im nächsten Jahre mit sich bringt.

Der schlechte oder sogar ausbleibende Nachwuchs der Blätter als Folgeerscheinung des starken Abweidens oder gar des Kahlfraßes ist z. B. bei der Nonnenraupenkalamität wiederholt von mehreren Beobachtern festgestellt und namentlich wieder in den Jahren 1889/91, wo sie in verschiedenen Gegenden Deutschlands verheerend sich einstellte, als die Ursache des Verkümmerns vieler Raupenindividuen und der kommenden Flacherie erkannt worden. Man war damit, nachdem man Jahrzehnte lang geglaubt, aktiv eingreifen und einen Krieg gegen Eier, Raupen, Puppen und Falter führen zu müssen, schließlich wieder zu einer Ansicht gelangt, die, wie Dorrer in seiner gediegenen Abhandlung über die Nonnenraupe anführt, bereits im Jahre 1840 Forstmeister v. Fromme geäußert hatte, dass nämlich die Nonnenraupen durch ihr massenhaftes Auftreten und das damit verbundene Kahlfressen der Bäume sich selbst den Tod bringen, indem die Bäume im nächsten Jahre sich dürftig und z. T. gar nicht mehr belauben und so den Raupen den Untergang bereiten. v. Fromme hatte sogar den Vorschlag gemacht, so bald als möglich eine Anzahl Bäume ringförmig zu entrinden und damit zum Abwelken zu bringen, um den Raupen eine möglichst unzulängliche Nahrung zu bieten. Er war von seinem Standpunkte aus folgerichtig zu der gewiss auffallenden Ansicht gelangt, dass

alles Eier- und Puppensammeln und Raupentöten gar nichts nütze, eher schade, und höchstens dazu dienen könne, den übrig bleibenden, immerhin doch noch $^9/_{10}$ betragenden Raupen eine bessere Existenz zu verschaffen und dem Insekt damit Vorschub zu leisten. Er hatte denn auch das Ende der Raupen kommen sehen und schrieb im Sommer 1840: „Die ältesten Raupen scheinen krank zu sein, sie werden grün, schwellen auf"; — — —. „Wie es vom Forstamt vorhergesehen worden, ist es gegangen. Im Innern des befallenen Waldkomplexes ist zuerst Hungersnot eingetreten und es sind Milliarden von Raupen gestorben, Millionen sterben täglich. Es ist ein weites wüstes Grab." — Im Sommer 1841 war dort keine Nonnenraupe mehr zu finden, denn was die Flacherie etwa noch verschonte, war im gleichen Jahre noch durch die an Zahl rasch gestiegenen Raupenschmarotzer (Ichneumonen- und Fliegenlarven) vernichtet worden.

v. Fromme hatte zwar zu jener Zeit nicht an Bakterienkrankheit gedacht, sondern das Absterben der Raupen als Verhungern aufgefasst; es handelte sich aber ohne allen Zweifel um Flacherie und er hat den ätiologischen Zusammenhang doch ziemlich richtig erkannt. Es ist überhaupt seit v. Fromme über die Nonnenraupenfrage nichts eigentlich Neues, nichts Besseres mehr beobachtet, gedacht und gesagt worden. Es kommen denn auch seine Ansichten, sowie die übrigen hier soeben angeführten den meinigen, auf experimentellem Wege gewonnenen, sehr nahe; um so auffallender muss es darum erscheinen, dass man seither trotzdem immer wieder daran vorbeiging, ohne hier die eigentliche Ursache der Seuche zu erkennen; wie mir scheint deshalb, weil man in neuerer Zeit zu sehr von der bakteriologischen Auffassung beherrscht war, und die schlechte Nahrung bloß für einen mitwirkenden Faktor hielt und diesen auch nur für die genannten Fälle eines massenhaften Auftretens der Raupen glaubte annehmen zu dürfen, in der künstlichen Zucht dagegen nicht, denn jene Auffassung konnte in dieser deshalb keine Anwendung und Bestätigung finden, weil bei künstlicher Zucht nicht von verkümmerten Futtersprossen gesprochen werden kann, denn hier wurde und wird doch ziemlich regelmäßig mindestens alle 2 Tage frisches und meist noch ausgesucht schönes Futter den Raupen gereicht. Tatsächlich ist denn auch bis zur Gegenwart die eigentliche Ursache der Flacherie unbekannt geblieben und zum mindesten kein Verhalten genannt worden, durch welches sie bestimmt künstlich erzeugt, resp. verhindert werden könnte. Man blieb nach wie vor auf Geratewohl und blinden Zufall angewiesen und wenn die Seuche ausbrach, so rief man die Desinfektion zu Hilfe. Ich glaube aber auch, dass ich ohne die Wahrnehmung des Geruches als Frühsymptom kaum zur Auffindung der Dispositionsursache gelangt wäre.

Es wird nun fernerhin auch nicht mehr verwundern, wenn selbst ganz gesunde, soeben aus der Natur hereingenommene Raupen im Zuchtkasten alsbald an Flacherie erkranken und ihr erliegen.

Es lag hier bisher eine Täuschung vor, weil man glaubte, solchen Raupen gute Verhältnisse, bessere sogar als die in der Natur draußen, zu bieten, während dies, soweit es den wichtigsten Faktor für die lediglich zum Fressen und Wachsen geborene Raupe, die Nahrung, betrifft, gar nicht der Fall ist, wie unsere Experimente und verschiedene Beobachtungen dargetan haben; die Disposition, oder wie man die Schädigung nennen will, kann sich nachgewiesenermaßen eben sofort ausbilden. Außerdem ist daran zu erinnern, dass einige Raupenarten sehr schwer bei künstlicher Zucht gedeihen und sogar leicht zugrunde gehen, ohne dass in diesen speziellen Fällen die Nahrung oder Infektion als Ursache nachweisbar wäre. Da dürfte, wie mir scheint, die Annahme gar nicht unzutreffend sein, dass die Domestikation überhaupt, wenn nicht allen, so doch sehr vielen Raupenarten Nachteile bringt; es fehlen z. T. die natürlichen Lebensverhältnisse, was auf viele Arten schlecht zu wirken scheint, und dazu kommt dann stets noch die künstlich verminderte Qualität der Nahrung mit ihrer heimtückischen Wirkung.

Ich gebe ohne weiteres zu, dass manche Art in der Zucht sehr gut gedeiht und ausnehmend große Falter ergibt, sogar größer als im Freien, aber diese Größe und Massenzunahme des Körpers beweist gar nichts für die Widerstandsfähigkeit; es geht dies aus der Tatsache hervor, dass bei Weiterzucht solcher domestizierter Raupen bald Krankheiten eintreten und zum Erlöschen der Nachkommen führen.

Für alle derartigen Fälle scheint man nun zwar nie etwas anderes als die viel verpönte Inzucht verantwortlich machen zu wollen und zu können.

Namentlich Standfuß hat die Inzucht wiederholt schwer angeklagt, zumal als in hohem Grade disponierend für die Entstehung der Pebrine; er bezieht sich dabei zur Erhärtung seiner Ansicht auch auf die in der Medizin viel behandelten „bedenklichen Folgen fortgesetzter Heirat zwischen blutverwandten Familien". Ich konnte der Verdammung der Inzucht in diesem Sinne und Maße von jeher nicht beistimmen; gerade die Pebrine beweist eher das Gegenteil, denn sie ist eine parasitäre Krankheit, bei der der Parasit sich in den Eiern vorfindet und so immer wieder auf die nächste Generation sich überträgt und dieselbe schwächt. Wäre die Inzucht als solche so gefährlich und die Ursache der Pebrine, so würde durch Kontrollierung der Seidenspinnereier auf Pebrinekörperchen und durch Ausschluss der damit behafteten von der Weiterzucht

die Pebrine gleichwohl nicht verhütet werden können. Hier ist aber keineswegs die Inzucht, genauer gesagt, die Verwandtschaft des Blutes als solche, die Abstammung von unter sich gepaarten Geschwistern, als Ursache einer Degeneration und Krankheitsdisposition nachgewiesen. Mit viel mehr Berechtigung könnte man doch wohl die beobachteten schlimmen Folgen zum großen Teil als eine rapide Steigerung der Domestikationsschäden deuten, die bei den Raupen, wie hier nachgewiesen, in erster Linie durch falsche Ernährung erzeugt werden und oft ganz schleichend die Gesundheit der Raupen untergraben. Wenn selbst bei einmaliger täglicher Erneuerung der Nahrung schon lebensgefährliche Veränderungen im Raupenkörper erzeugt werden, obgleich dabei die Raupen groß und üppig sind, so können auch Arten, die zufolge besonderer Anpassung auch qualitativ geringeres Futter vertragen und bei deren Zucht es nicht eingefrischt wird, wie z. B. Löwenzahn, Salat, Gräser etc., von den Nachteilen einer solchen Nahrung auf die Dauer doch gewiss nicht unberührt bleiben. — Was weiter die in der medizinischen Wissenschaft viel genannten Beispiele betrifft, so ist ihre Zahl nach kritischer Prüfung erheblich zusammengeschrumpft, und sie ließen sich z. T. anders erklären, denn auch beim Menschen hat durchaus nicht so häufig der Umstand, dass die Eltern verwandten Blutes waren, zur Entartung und zum Rückgang geführt, sondern weil bei solchen Heiraten eine abnorme Beanlagung oder eine Neigung zu irgendeiner Krankheit, die zufällig, gerade so wie bei nicht Blutverwandten auftritt, sich viel rapider und einseitiger steigert, da beide Teile zufolge gemeinsamer Abstammung meistens in gleicher abnormer Richtung tendieren, und in erster Linie von dieser Auffassung aus kann darum das Verbot blutverwandter Ehen als berechtigt und notwendig erscheinen. — Umgekehrt sehen wir doch häufig genug Entartung eintreten, wenn ähnlich oder gar gleich abnorm veranlagte Personen sich fortpflanzen, selbst wenn sie nichts weniger als blutverwandt sind.

Man wird darum auch den Ausführungen von Schiller Tietz, der als scharfer Gegner der Inzucht diese Frage behandelte, nicht durchweg beistimmen können, denn es ist gerade bemerkenswert, dass Tietz schließlich u. a. zu der Annahme gedrängt wird, dass gleiche äußere oder innere Schädlichkeiten, und namentlich eine immer gleich bleibende stille Lebensweise für Menschen und Tiere gefährlich werden kann, wenn eben die Individuen lange unter dieser Eintönigkeit bleiben und sich unter derselben fortpflanzen. Kohlwey hat gleichfalls auf dergleichen äußere Umstände hingewiesen, die bei unzweckmäßiger Anwendung der Inzucht die domestizierten Tiere schwächen und dadurch eine Schädlichkeit der Blutverwandtschaft als solcher vortäuschen können. Diese Einseitigkeit der Lebensweise vermindert offenbar wegen des Weg-

falls zahlreicher lebenswichtiger und lebensreizender Faktoren die Regenerationsfähigkeit des Organismus; das ewige Einerlei führt nach und nach zu einer physiologischen Versimpelung, während die nötige Abwechslung, die eben meistens viel nötiger ist, als man glaubt, aber gleichwohl nicht extrem werden darf, die Regeneration erhöht. Es ist darum auch gar nicht gesagt und keineswegs ausreichend bewiesen, dass man nicht ohne Nachteil bei Tieren Inzucht walten lassen könnte, wenn den Tieren stets die nötige Abwechslung in ihren gesamten Lebensbedingungen geboten würde. Um von den vielen Belegen für die umstimmende und auffrischende Wirkung der Abwechslung aus der medizinischen Wissenschaft nur einen anzudeuten, so denke man an die oft beobachtete rasche Heilung von Chlorose nach vorgenommenem Ortswechsel, selbst in Fällen, wo die Lebensverhältnisse dabei notorisch „schlechtere" waren als vorher.

Im Anschlusse an das Dargelegte wird nun eine kurze Erwägung über die Tragweite der Disposition und der Infektion, oder, was hier, praktisch genommen, dasselbe bedeuten wird, über Ernährung und Desinfektion notwendig sein. Unsere Untersuchungen bei der Zucht sowohl wie bei den im Freien zumal massenhaft lebenden Raupen haben zunächst für die Flacherie als eine im höchsten Grade bösartige Krankheit den Nachweis erbracht, dass die Disposition die Bakterieninvasion an Bedeutung bei weitem übertrifft. Die Disposition ist die Hauptursache der infektiösen Erkrankung, die Bakterien sind etwas erst sekundär Hinzukommendes, das den letalen Ausgang herbeiführen kann.

Die Disposition selber erwies sich nicht als etwas Unbestimmbares, sondern ließ sich mit Sicherheit auf gewisse äußere Faktoren ursächlich zurückführen, die sie oft überraschend schnell erzeugen.

Als den disponierenden Faktor konnten wir durch entsprechende Kontrollexperimente eine Minderwertigkeit der Nahrung nachweisen, die bei den Raupen eine rasch auftretende Stoffwechselstörung, ich möchte fast sagen eine akute Degeneration erzeugt, welche den Bakterien sofort einen günstigen Nährboden bereitet.

Mit dem Nachweise dieses Zusammenhanges ist somit hier die Frage der Infektionskrankheit zu einer reinen Ernährungsfrage geworden. Es gilt dies nicht bloß für die durch Bakterien ausgelöste Flacheriekrankheit, sondern allem Anscheine nach auch für das durch Parasiten (*Nosema bombycis* und *Microsporidium polyedricum*) erzeugte Siechtum, wie uns die *jasius*-Raupen zeigten, denn die minderwertige Nahrung setzt nicht nur die Vitalität der Körpergewebe herab, sondern stört auch den Verdauungsprozess, die Magendarmfunktion, an sich, weshalb mitunter bei der Gelbsucht sogar Durchfall sich zeigt. Damit wird den Parasiten das Vege-

tieren im Magendarmkanal und sodann das Eindringen in die Körpergewebe und eine starke Vermehrung in denselben möglich gemacht. Bestünde nicht dieser Zusammenhang, so hätte die verbesserte Ernährung die Gelbsucht bei *jasius* nicht einer Besserung und sogar Ausheilung entgegenführen können.

Sollte bei der nicht vollwertigen Nahrung noch eine erhöhte Azidität der Blätter, wie Suzuki sie bei seinen Untersuchungen fand, mitwirken, so würde dadurch die Alkaleszenz des Magensaftes der Raupe auch direkt abgestumpft, was ein weiteres höchst beachtenswertes Moment bilden würde, denn nach Verson's und Bolle's Feststellungen hat der normale, stark alkalische Magensaft der Raupe die Fähigkeit, sogar polyedrische Körperchen, die z. B. gegen Desinfektionsmittel sehr widerstandsfähig sich erwiesen, sofort abzutöten. —

Es scheinen mir diese Ergebnisse noch deshalb von besonderem Werte zu sein, weil hier nicht mit künstlicher Infektion (Verfütterung von Mikroorganismen oder Impfung) operiert und keine abnorme, unnatürliche Schädigung der Raupen erzeugt wurde, um sie absichtlich empfänglich zu machen (z. B. durch Verletzung oder künstliche Abkühlung u. dgl.), sondern weil die Krankheit in ihrer ganz natürlichen Entstehung und Weiterentwickelung untersucht wurde.

Trotz all dem hier Vorgebrachten wird man aber nicht voreilig auf die Meinung verfallen dürfen, dass den Bakterien eigentlich keine Bedeutung für die Flacherie und etwa verwandte Krankheiten beizumessen sei, dass somit auch die Desinfektion zur Spielerei werde und meine heutigen Ansichten mit denjenigen in Widerspruch stünden, die ich 1898 bei Empfehlung meiner Formalindesinfektionsmethode entwickelte. Ein solcher Widerspruch besteht sicher nicht. Ich betrachtete schon damals die Infektionskeime nicht als die einzige und alleinige Krankheitsursache, die mit der Desinfektion aus der Welt geschafft werden könnte, sondern sprach auch der Disposition „eine tiefgreifende Bedeutung" zu, musste aber bekennen, dass wir leider noch keine Wege kennen, um das Zustandekommen der Disposition zu vermeiden, die selbst bei sorgfältiger Aufzucht der Raupen nicht immer zu verhindern sei und offenbar durch „Stoffwechsel- oder Ernährungsstörungen" erzeugt werde, wofür uns aber jedwede nähere Kenntnis bei dem Dunkel, in dem die physiologische und pathologische Chemie des Raupenkörpers noch liege, vorläufig gänzlich fehle und uns somit zunächst nichts anderes übrig bleibe, als bei der anderen Hauptursache, den Mikroorganismen, den Hebel anzusetzen. — Diese damaligen Ausführungen decken sich also durchaus mit meinen heutigen. Nur insofern wird eine Berichtigung anzubringen sein, als ich den Bakterien der Flacherie und Muscardine wohl eine

allzu aggressive Kraft zuschrieb. Es erweckte eben stets diese Vorstellung, wenn ganz gesunde Raupen ohne sichtbare Veranlassung rasch erkrankten und starben; man konnte sich nicht denken, wie und wodurch nun so schnell eine Disposition entstanden sein sollte. Heute aber sind wir durch die vorgelegten Untersuchungen dahin belehrt, dass ohne Disposition die Infektion nicht zustande kommen kann und dass die Disposition selber durch eine nicht vollwertige Nahrung oft sehr rasch erzeugt wird.

Die Desinfektion wird darum doch noch einen Wert für den Züchter beibehalten, weil bei Raupenzuchten geringere oder höhere Grade der Disposition dann und wann eintreten können trotz aller Um- und Vorsicht. Irgendwelche ungünstige Abweichungen in der Qualität der Nahrung sind gewiss nicht immer zu vermeiden (wenn sie auch bei Befolgung des hier vorgezeigten Weges nunmehr zielbewusst außerordentlich vermindert werden können), und sollte die Disposition einmal doch einen erheblichen Grad erreichen, so könnten die Bakterien ihr Werk beginnen. Es ist übrigens nicht zu vergessen, dass die Bakterien, wenn sie einmal in einer Anzahl stark disponierter Raupen Platz ergriffen und sich vermehrt haben, rasch an Virulenz gewinnen können und demzufolge alsdann auch weniger disponierte zu befallen vermögen.

Bei der Raupenzucht muss daher der Züchter die Bakterien in der Umgebung der Raupen möglichst zu schwächen und zu vernichten, aber sie auch durch Vorsicht gegenüber allfälliger Einschleppungsmöglichkeit fernzuhalten suchen, um ein irgendwie zahlreiches Eindringen derselben in die Raupen zu verhindern. Es ist nach Anwendung der Desinfektion nicht so sehr zu befürchten, dass dann etwa an Stelle der durch die Desinfektion verhüteten Flacherie eine andere Krankheit als „Ersatz" auftreten werde, vorausgesetzt natürlich, dass die Raupen nicht schon mit Pebrineerregern besetzt sind oder durch fortgesetzt qualitativ unzureichende Nahrung nicht eine hohe Steigerung des labilen Zustandes und damit schließlich Darmkatarrh oder gar ein förmliches Siechtum und Zerfall des Raupenkörpers provoziert wird.

Im Gegensatze zu diesem Vorgehen als einem Verhindern der Flacherie durch Mitwirkung der Desinfektion, womit indessen unter keinen Umständen einer Vernachlässigung der Ernährung Vorschub geleistet werden will und soll, würde zur Vernichtung der Nonnenraupen die künstliche Herbeiführung der Flacherie durch absichtliche Verschlechterung der Nahrung in Erwägung zu ziehen sein, denn es ist eine immer und immer wieder gemachte Erfahrung, dass nur die Flacherie helfen kann und zwar mit einer Schnelligkeit und Gründlichkeit, die nichts zu wünschen übrig lässt, während alle menschlichen Maßnahmen, alle Mittel und Kunstgriffe rein nichts nützen, selbst das massenhafte Vertilgen nicht, wie schon

daraus hervorging, dass z. B. im Gebiete Weingarten befallene Waldbäume gefällt und daran ca. 4300 tote Puppen gesammelt wurden, wodurch 6760000 Puppen und damit etwa 405000000 Raupen der nächsten Generation zum voraus vernichtet wurden; das half absolut nichts!

Es ist darum vollkommen begreiflich, dass in neuerer Zeit wiederholt künstliche Infektionen der Nonnenraupen mit Kulturen der Flacheriebazillen [1]) versucht wurden; dies war aber jeweilen erst möglich, wenn die Seuche irgendwo schon ausgebrochen war und Infektionsmaterial daselbst entnommen werden konnte, also erst im dritten, seltener schon im zweiten Fraßjahre. Es erschien aber wünschenswert, möglichst frühzeitig die Krankheit hervorrufen zu können. Zu diesem Zwecke aufbewahrte Bazillenkulturen erwiesen sich indessen als abgeschwächt, so dass ihre Wirkung keine genügende mehr war; auch sonst scheint die künstliche Infektion aus demselben Grunde nicht immer zu gelingen.

Wenn es erlaubt ist, aus unseren experimentellen Versuchen eine Methode der künstlichen Infektion abzuleiten, so würden wir offenbar dahin gewiesen, die Flacherie nicht durch Stichinfektion und überhaupt nicht durch Bakterienübertragung, sondern auf dem natürlichen Wege der Disposition einzuleiten, d. h. einige hundert halberwachsene Nonnenraupen zu sammeln, mit in Wasser eingestelltem und nur etwa alle 3—4 Tage erneuertem Futter zu versehen und nach Eintritt der ersten Flacherietodesfälle die überlebenden Raupen unter Berücksichtigung des etwa herrschenden Windes sofort im befallenen Waldgebiete auf ziemlich engem Raume auszusetzen, um einen möglichst starken Infektionsherd zu erzeugen.

Von der Annahme ausgehend, dass in diesen schlecht ernährten Raupen die Bakterien eine erhöhte Virulenz gewinnen würden und die „gesunden", bei denen eine, wenn auch geringgradige Disposition etwa nach extremen Witterungstagen vorhanden sein dürfte, anzustecken vermöchten, würde dieser einfache, von Forstbeamten auszuführende Probeversuch, der allein entscheiden könnte, sich doch wohl lohnen.

1) Es scheint nicht nur eine, sondern **mehrere Bazillenarten zu geben**, die sich an der Flacherie beteiligen.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVI. Bd. 15. August 1906. № 17 u. 18.

Inhalt: **Grofs**, Über einige Beziehungen zwischen Vererbung und Variation (Schluss). — **Wasmann**, Beispiele rezenter Artenbildung bei Ameisengästen und Termitengästen. — **v. Linden**, Untersuchungen über die Veränderung der Schuppenfarben und der Schuppenformen während der Puppenentwickelung von *Papilio podalirius*. — Die Veränderung der Schuppenformen durch äufsere Einflüsse. — **Denker**, Die Membrana basilaris im Papageienohr und die Helmholtz'sche Resonanztheorie.

Über einige Beziehungen zwischen Vererbung und Variation.

Von Dr. J. Grofs.

(Aus dem zoologischen Institut zu Gießen.)

(Schluss.)

Die eben besprochenen Fälle unterscheiden sich also, wenn meine Schlüsse richtig sind, von den Mendel'schen nur durch einen, allerdings wesentlichen, Zug. Wie bei jenen sind die Ide beider Formen gegeneinander exklusiv. Dagegen haben sie sich noch vollkommene oder fast vollkommene gegenseitige Affinität bewahrt; sie können gegeneinander ausgetauscht werden. So entstehen immer neue Kombinationen. Es kommt nie zur Bildung reiner Gameten. Die Spaltung vollzieht sich deshalb nicht in ganz bestimmten einfachen Zahlengesetzen. Von den Varietäten, die, mit der Stammform oder untereinander gekreuzt, intermediäre Bastarde ergeben, unterscheiden sie sich dagegen durch die Exklusivität der Determinanten oder Ide. Sie nehmen also eine Mittelstellung ein zwischen Varietäten und Mendel'schen Fällen. De Vries will im Gegenteil seine progressiven Mutanten als die stärker ab-

geänderten Formen auffassen. In den Mendel'schen Fällen soll die Zahl der Anlagen im Keimplasma bei den Mutanten dieselbe sein wie bei der Stammform. Nur sollen sich die Anlagen eines Merkmalspaares in beiden Formen verschieden verhalten. Die progressiven Mutanten sollen dagegen eine neue Anlage enthalten, für die sich in der Stammform kein Partner vorfindet. Aber eine ausreichende Erklärung für die Vererbungserscheinungen der progressiven Mutanten lässt sich aus seiner Annahme nicht gewinnen. Ich glaube deshalb, dass meine viel einfachere Hypothese der de Vries'schen überlegen ist. Sie hat außerdem den Vorzug, dass sie nicht mit so komplizierten Begriffen, wie „aktive" und „latente", „semiaktive" und „semilatente" Anlagen zu operieren braucht, über die wir doch gänzlich im unklaren sind. Was wir tatsächlich beobachten, ist nicht das Latentwerden von Pangenen oder Determinanten, sondern von Eigenschaften des Soma. Und die Grundlage hierfür im Keimplasma fand ich in Übereinstimmung mit Weismann (1892) in den Zahlenverhältnissen der Ide. Es ist überhaupt interessant zu sehen, zu wie verschiedenen Resultaten die beiden parallel nebeneinander hergehenden Keimplasmatheorien, de Vries' Theorie der intrazellulären Pangenesis und Weismann's Determinantenlehre, schließlich gelangt sind. Ihr prinzipieller Unterschied beruht darin, dass Weismann von morphologischen Gesichtspunkten ausgegangen ist, de Vries dagegen von physiologischen — denn als physiologische Einheiten bezeichnet er ausdrücklich seine Pangene. Ich glaube, wir dürfen sagen, dass in diesem speziellen Falle die Morphologie mehr und Besseres geleistet hat, als ihre Schwesterdisziplin. Das braucht uns aber auch nicht zu wundern. Denn von der Morphologie des Keimplasmas wissen wir immerhin doch schon etwas, seine Physiologie ist uns dagegen noch vollkommen rätselhaft.

Dass Weismann mit seiner Theorie der Wahrheit näher gekommen ist, als sein Rivale, lässt sich noch in einer Frage von der größten Bedeutung zeigen. Bekanntlich hat er mit Darwin immer daran festgehalten, dass die ganze phylogenetische Entwickelung der organischen Welt vor sich gegangen ist durch Summierung ganz allmählicher, kleiner Veränderungen, also durch fluktuierende Variation unter der Herrschaft der Naturzüchtung. De Vries sieht dagegen gerade in den sprungweisen Abänderungen das alleinige Material für die Evolution. Das ist bekanntlich der Kernpunkt seiner Mutationstheorie (1903 a) Das Werk erregte bei seinem Erscheinen großes und zweifellos berechtigtes Aufsehen in der wissenschaftlichen Welt. Weismann (1902) sagt selbst, dass er selten im Buch mit so großem Interesse gelesen habe. Und bei manchen Forschern fand die Theorie ungeteilte Zustimmung. Durch über-

aus zahlreiche, jahrelang planmäßig betriebene Züchtungsversuche schienen hier Tatsachen bewiesen zu sein, die manche Schwierigkeiten der Deszendenzlehre zu beseitigen versprachen. Gleichzeitig schien den Ansichten einiger älterer Forscher, die lange unbeachtet geblieben waren, jetzt der Sieg zufallen zu müssen. Schon Koelliker's (1864) Theorie der heterogenen Zeugung suchte die Entstehung der Arten durch sprungweise Variationen zu erklären. Und in ähnlicher Weise hatte sich später Emery (1893) ausgesprochen. Auch Bateson (1894) glaubte aus zahlreichen Untersuchungen über die Variabilität schließen zu müssen, dass nicht die kontinuierliche, sondern die diskontinuierliche Variation das eigentliche Agens der Entwickelung sei. Und noch ganz kurz vor de Vries hatte der russische, inzwischen verstorbene, Botaniker Korschinsky (1899) in seiner ebenfalls auf Zuchtexperimente mit Pflanzen gestützten Theorie der „Heterogenesis" ganz ähnliche Gedanken ausgesprochen wie de Vries. Durch zweierlei schien sich die Mutationstheorie als Erklärungsprinzip für die Deszendenzlehre zu empfehlen. Da die, für sie hauptsächlich in Betracht kommenden Abänderungen immer gleich solche größeren Betrages sind, glaubte man bei ihrer Annahme mit kürzeren geologischen Zeiträumen auszukommen zu können, als sie die allmähliche fluktuierende Variabilität erfordert. Da ferner die Mutanten mit der Stammform nie intermediäre Bastarde ergeben, so können die neuen Charaktere auch nie durch Kreuzung wieder ausgelöscht werden, sondern müssen sich konstant weiter erhalten. Auch das schien ein entscheidender Vorzug der Mutationstheorie zu sein. Doch hat es auch nicht an Gegnern der neuen Lehren gefehlt. Weismann (1902) lehnt sie entschieden ab. Auch Plate (1903 und 1904) hat sie wiederholt bekämpft. Und Schröder (1904) will ihre Geltung wenigstens auf wenige Fälle beschränkt wissen.

Zu den zahlreichen Einwänden der genannten Autoren möchte ich zwei neue hinzufügen, die, wie mir scheint, von entscheidender Bedeutung sind. Der erste betrifft die Länge der für die Entwickelung nötigen geologischen Zeiträume. Es ist ein Trugschluss, dass gerade in diesem Punkt die Mutationstheorie eine besondere Stärke zeige. Für die relativ einfach organisierten Pflanzen, die de Vries allerdings wohl in erster Linie im Auge gehabt hat, mag seine Berechnung allerdings zutreffen. Fassen wir aber höhere Tiere, etwa einen Vogel oder ein Insekt ins Auge, vergegenwärtigen wir uns die ganze Stufenleiter von niederen Typen, die diese hoch entwickelten Klassen im Laufe der Stammesgeschichte durchlaufen haben, und beschränken wir unsere Untersuchung nicht auf die äußeren Kennzeichen, sondern betrachten wir den ganzen inneren Bau mit seinen komplizierten Organsystemen; so kommen wir mit

6000 Eigenschaften und ähnlichen Zahlen, wie de Vries sie anführt, wohl sicher nicht aus. Dabei müssen wir bedenken, dass Mutationen ja keineswegs beständig zur Verfügung stehen, wie es die fluktuierenden Variationen tun, sondern immer nur selten, nach langen Intervallen in besonderen „Mutationsperioden" auftreten. Selbst wenn wir, wie de Vries in seinem Beispiel, auf je vier Jahrtausende eine solche Periode ansetzen, müssen wir für die Entstehung hochorganisierte Tierstämme ganz enorme Zeiträume zur Verfügung haben.

Ein viel wichtigeres Argument gegen die Mutationstheorie lässt sich aber aus dem Studium der Vererbungserscheinungen ableiten. Hierauf ist merkwürdigerweise keiner der Kritiker der neuen Lehre verfallen. Doch hat bereits einige Jahre vor dem Erscheinen des de Vries'schen Werkes Standfuß (1896) allerdings nur beiläufig in einer Anmerkung den Gedanken ausgesprochen, den ich hier aufnehmen und weiter ausführen will. Er sagt pag. 321: „Es ist wohl schon der Gedanke ausgesprochen worden, dass sich auch die Arten durch sprungweise Verschiebung bilden könnten. Allein aus allen Paarungen von Individuen, welche zwei verschiedenen Arten angehören, sind bisher immer nur Zwischenformen als Nachkommen entstanden, niemals aber die beiden sich kreuzenden Arten ohne irgendwelche Übergänge. Die Herausgestaltung der Arten auseinander scheint danach im allgemeinen durchaus eine ganz allmähliche zu sein".

Das ist allerdings das entscheidende Argument, das die Mutationstheorie zum Falle bringen muss. Die Tatsache war ja schon lange bekannt. Nach Darwin (1868) hat schon Isidore Geoffroy St. Hilaire um sie gewusst. Ihre Tragweite zuerst erkannt zu haben ist aber das entschiedene Verdienst von Standfuß. Die Theorie wird hier in ihrer stärksten Position getroffen und überwunden. Das schien ja gerade ihr Hauptvorzug gegenüber der Annahme der Entwickelung durch fluktuierende Variation, dass die Mutanten bei Kreuzung mit der Stammform ihre Charaktere rein bewahren. Sie sind so in einfachster Weise „physiologisch" isoliert, und es schien mit einem Schlage verständlich, wie neue Arten im Verbreitungsgebiet der alten entstehen können, ohne sich mit ihr zu vermischen. Wagner's Migrationstheorie und verwandte Hilfshypothesen der Deszendenzlehre schienen überflüssig geworden. Aber so einleuchtend alles erschien, die Theorie muss, sicher wenigstens in der Ausdehnung, die ihr Schöpfer ihr verlieh, fallen. Denn sie steht mit den Tatsachen im Widerspruch. Die natürlichen Arten folgen einfach nicht den Vererbungsgesetzen, die für die Mutanten maßgebend sind. So oft man Individuen verschiedener Spezies gekreuzt hat, immer

erhielt man intermediäre Bastarde[1]). Da aber andererseits plötzlich neu entstandene Formen bei Kreuzung, mit der Stammart nie Fusion der Charaktere zeigen, so können die Arten nicht sprungweise, also nicht durch Mutation entstanden sein. Das Verhalten der aus der freien Natur bekannten Spezies war natürlich auch de Vries nicht unbekannt. Er spricht ausdrücklich und ganz unbefangen davon, hilft sich aber durch Aufstellung eines Unterschiedes zwischen „natürlichen" und „elementaren" Arten. Letztere sollen dann seine durch Mutation entstandenen Formen sein. Die Scheidung der Arten in natürliche und elementare ist der Botanik ja schon längere Zeit geläufig. In der Zoologie dürfte der Begriff Subspezies, wie ihn namentlich die Ornithologen seit langem verwenden, der elementaren Art der Botaniker fast genau entsprechen. Die natürlichen Arten oder Spezies sind einfach die höhere systematische Kategorie, deren Unterabteilung die elementaren Arten oder Subspezies sind. Damit ist auch de Vries einverstanden. Ich will hier ganz davon absehen zu untersuchen, ob de Vries berechtigt ist, bereits bestehende Begriffe einfach auf neue Erscheinungen, auf seine Mutanten, zu übertragen, oder ob das nicht vielmehr ein Akt unerlaubter Willkür ist, der Verwirrung im Gefolge haben muss. Es kommt mir in erster Linie darauf an, nachzuweisen, dass Mutationen schlechterdings nicht zu Artbildung führen kann. Wir haben gesehen, dass natürliche Arten miteinander in allen sicheren Fällen intermediäre Bastarde bilden. Trotz aller Verschiedenheit sind die Bestandteile ihres Keimplasmas noch soweit in Harmonie, dass sie innerhalb eines Organismus gemeinsam wirken können. Die Determinanten der charakteristischen Merkmale der Mutanten verhalten sich aber gegen jene der Stammform exklusiv. Sie müssten demnach sekundär wieder „harmonisch" werden, wenn die „elementare Art" sich zur natürlichen weiter bilden soll. Und das wäre ein Vorgang, den wir uns nicht denken können, und gegen den manche Beobachtungen direkt sprechen. Ich erwähnte schon oben die interessanten Versuche von Lang (1904) mit den beiden *Helix*-Arten *hortensis* und *nemoralis*. Bei ihrer Kreuzung mischten sich die eigentlichen Artmerkmale, Form und Färbung des Peristoms, Schalenform u. s. w. miteinander. Die Mendel'sche Merkmale aber, Fünfbändrigkeit und Bänderlosigkeit verhielten sich exklusiv gegeneinander. Wir dürfen deshalb wohl annehmen, dass bereits die gemeinsame Stammart von *hortensis* und *nemoralis* die verschiedenen Grade der Bänderung durch plötzliche Variation hervorgebracht hatte. Der Zerfall der Mutterart in getrennte Spezies ist aber offenbar durch allmähliche Verände-

1) Auf das Verhältnis von *Corvus corone* und *C. cornix*, das dem obigen Satz eventuell widersprechen könnte, komme ich später in anderem Zusammenhang noch ganz speziell zurück.

rungen vor sich gegangen. Und in jeder der beiden neuen Arten hat sich die Fähigkeit, Mendel'sche Rassen hervorzubringen, erhalten. Und ähnlich dürfte es sich in dem weniger genau untersuchten Fall von Kreuzung von Jaguar und schwarzen Panther verhalten, den ich ebenfalls schon erwähnt habe.

Darf es so als erwiesen betrachtet werden, dass sprungweise Variationen, also auch die progressiven Mutationen von de Vries auf direktem Wege gar nicht zur Artbildung führen können, so könnte vielleicht der Versuch gemacht werden, ihnen diese Fähigkeit auf mehr indirektem Wege doch noch zu vindizieren. Setzen wir den Fall, dass die Stammform einer mutierenden Art, also beispielsweise das rote Eichhörnchen oder die *Oenothera lamarckiana* ausstirbt, und nur die Mutanten nachbleiben, so könnte man schließen, dass jetzt im Vergleich zu dem ursprünglichen Zustande, da nur die Stammform existierte, eine neue Art da sei. Aber ich glaube, das wäre ein einfaches Spielen mit Worten, welches zudem immer wieder zunichte gemacht werden würde. Sobald, wie das ja bei allen Mutationen immer vorkommt, durch Atavismus einmal wieder die alte Form auftritt, würde sie sich bei Kreuzungen mit den Mutanten wieder ebenso verhalten, als ehemals, als sie noch neben ihnen bestand, und nicht wie eine andere gute oder natürliche Art.

Gegen die Bedeutung der Mutationen als artbildende Faktoren, speziell im Pflanzenreich, spricht noch der Umstand, dass die neu entstandenen Formen sich immer als Schwächlinge erweisen. Sie bringen es oft nicht zur Entwickelung von Sexualorganen, und wenn dieses ihnen auch noch gelingt, so ist doch ihre Fruchtbarkeit, und zwar gerade bei Reinzucht, nach den übereinstimmenden Angaben von Korschinsky und de Vries vermindert. Sie werden demgemäß sich neben den kräftigern Stammformen in freier Natur wohl kaum lange halten können. Vielmehr werden sie immer wieder verlöschen allerdings auch immer wieder von neuem hervorgebracht werden. Auch in der Tierwelt sehen wir, dass wenigstens die extremen Formen, wie z. B. Albinismen, immer selten bleiben und fast stets in wenigen Jahren aussterben. Mir ist nur ein Fall bekannt, dass Albinos als regelmäßige, nicht ganz seltene Erscheinung sich in einer bestimmten Gegend durch Jahrzehnte gehalten haben. Staats von Wacquant-Geozelles (1892) berichtet, dass auf einem ganz bestimmten kleinen Gebiet („die genannte Strecke ist bequem in einer Stunde abzugehen") in der Nähe des Fleckens Ärzen in Lippe-Detmold nachweisbar seit mehr als 60 Jahren alljährlich weiße Maulwürfe, und zwar totale Albinos beobachtet wurden. Auf den Ländereien einer daselbst gelegenen Domäne wurden alljährlich 2—8 solcher allein von den professionellen Maulwurfsfängern älterer Zeit gefangen und ab-

geliefert. Auch haben dem Berichterstatter einmal fünf nachweislich aus einem Nest stammende Albinos vorgelegen. Sonst bleibt aber der Albinismus und manche andere „Mutation" immer eine sehr seltene Erscheinung. Soweit plötzlich entstandene Formen sich als Kümmerformen erweisen, die für den Kampf ums Dasein schlecht ausgerüstet sind, kann das exklusive Verhalten ihrer abgeänderten Determinanten für die Erhaltung der Art von Nutzen sein und fast als eine Schutzmaßregel der Natur für die „natürlichen Arten" betrachtet werden. Denn dadurch bleibt, trotz gelegentlicher Kreuzung mit den Mutanten, das „Blut" der kräftigeren Stammform rein und vor Verschlechterung bewahrt.

Dass es allein die allmähliche oder fluktuierende Variation ist, die zur Bildung neuer Arten führt, lässt sich in ganz besonders interessanter Weise noch in Fällen zeigen, wo durch sie Formen gebildet werden, die den plötzlich entstandenen äußerlich fast völlig gleichen, sich bei Kreuzung mit der Stammform aber wesentlich anders verhalten. Ich besprach oben das Zuchtergebnis, das Standfuß (1896) bei der Kreuzung einer typischen *Psilura monacha* mit einer nachweislich plötzlich entstandenen ab. *eremita* erhielt. Die Nachkommenschaft zerfiel, abgesehen von einigen Mosaikbastarden, in die beiden elterlichen Typen. Ganz anders gestaltete sich ein früher vorgenommener Zuchtversuch desselben Forschers. Ich lasse über den wichtigen Fall Standfuß selbst berichten: „1883 fand ich bei Liegnitz (Schlesien) ein *Psilura* ab. *eremita* ♂ mit *monacha* ♀ in Paarung. Dieses ab. *eremita* ♂ gehörte aber nicht der typischen, vollkommen geschwärzten Form an, sondern besaß noch weißliche Zeichnungen an der Flügelbasis und einen rötlichen, nicht durchaus geschwärzten Leib. Die Nachkommenschaft dieses Pärchens wies teilweise in beiden Geschlechtern die normale *monacha* auf, ferner alle Übergänge von dieser bis zu der väterlichen Form, ebenfalls in beiden Geschlechtern, dann schließlich aber auch noch einige wenige männliche wie weibliche Individuen, welche vollkommen geschwärzt waren und von dem mütterlichen Individuum der vorher besprochenen Zucht sich in ihrem Färbungstypus äußerlich kaum irgendwie unterschieden. Genaue Angaben über das Zahlenverhältnis der verschiedenen Formen zueinander habe ich seiner Zeit leider nicht aufgezeichnet. Es zeigte sich also hier ein durchaus anderes Ergebnis als bei der vorhandenen Kreuzung. Warum dies? müssen wir fragen. Ich vermute, dass die Sache folgendermaßen liegt: *Psilura monacha* gestaltet sich gegenwärtig und zwar von ihren nördlichen Verbreitungsgebieten her beginnend, in südlicher Richtung hin fortschreitend, aus der normalen, überwiegend weißlichen sehr allmählich zu einer mehr und mehr geschwärzten Form um. Dieser Umgestaltungsprozess, dessen letzte Gründe ich in der Einwirkung äußerer Faktoren suchen möchte, wird durch die natür-

liche Zuchtwahl, da die geschwärzte Form eine wesentlich geschütztere ist, sehr beschleunigt. Kleine, in gleicher Entwickelungsrichtung liegende Verschiebungen werden durch fortdauernd überwiegende Erhaltung der am stärksten in dieser Entwickelungsrichtung veränderten Individuen von Brut zu Brut addiert und so schnell gesteigert. Als das Glied einer solchen Kette, wie sie sich in Norddeutschland an vielen Punkten findet (Breslau, Berlin, Hannover etc.), werden wir uns das bei der zweiten Zucht in Frage kommende nicht ganz vollkommen geschwärzte männliche Individuum zu denken haben. Der schließliche Kulminationspunkt dieser Kette zeigt äußerlich zwar ein recht ähnliches oder fast ein ganz gleiches Bild wie das, welches bei der sprungweisen melanistischen Verschiebung resultiert, und die beiden Formen können und dürfen darum nicht mit verschiedenen Namen belegt werden, aber der verschiedenen Entstehungsweise entsprechend besitzen die beiden einander äußerlich so ähnlichen Formen keineswegs die gleichen Eigenschaften hinsichtlich der Übertragung ihrer Charaktere auf die Nachkommenschaft. Sie sind ihrem inneren Wesen nach, ihren physiologischen Qualitäten nach verschieden. Diese Nachkommenschaft zerfällt, wie wir sahen, von dem sprungweise verschobenen melanistischen Weibchen, das von einem normalen Männchen gepaart wurde, scharf geschieden in die Grundart und in die melanistische Form, wie in einige Individuen, bei denen der Gegensatz dieser beiden Formen unharmonisch, unausgeglichen zum Ausdruck gelangt. Von dem geschwärzten Männchen aber, das wir als das Glied einer ganz allmählich veränderten Formenreihe ansahen, und einem normalen Weibchen gestaltet sich diese Nachkommenschaft zu einer Reihe vollständig ineinander übergehender und das aberrative väterliche Individuum in wenigen Exemplaren hinsichtlich der Abweichung sogar noch überbietender Formen. Die aberrativen Individuen würden danach in jedem der beiden Fälle die Art und Weise ihres Werdens, ihres Auftretens in dem Gepräge ihrer Nachkommenschaft wiederspiegeln." Aber die Nonne ist nicht der einzige Fall, in dem wir diese interessante Parallele in der Formwandlung verfolgen können. Vom Birkenspanner ist ganz Ähnliches bekannt. Ich erwähnte schon kurz die Kreuzung der typischen Form *Amphidasis betularius* mit der ab. *doubledayaria*. Nach Standfuß (1896) erhielt Steinert von einem bei Dresden gefangenen Weibchen der geschwärzten Form, dass er mit einem typischen Männchen gepaart hatte, 75 *A. betularius* und 90 ab. *doubledayaria*. Das Weibchen muss als sprungweise entwickelter typischer Melanismus aufgefasst werden, da es nach Standfuß „wohl bis zur Stunde ein Unikum der Dresdner Fauna" sein dürfte. In anderen Fluggebieten, in England, der Rheinprovinz, Westfalen findet sich nun aber die ab.

doubledayaria häufiger, und neben ihr alle Übergänge zu dem typischen *A. betularius*, sowie diese Form selbst. Hier kennen wir sogar die allmähliche Ausbreitung der dunklen Form recht genau. Standfuß sagt darüber folgendes. „Auch dieser Spanner ist also wie *Psilura monacha* in einer sehr energisch Platz greifenden Umgestaltung zu einer vorzüglichen Schutz bietenden Färbung begriffen. Noch vor kaum mehr als 30 Jahren war die ab. *doubledayaria* nur von Großbritannien bekannt. Seit mehr als 10 Jahren wird sie in Westfalen und in der Rheinprovinz häufiger und häufiger beobachtet 1884 ist sie von Hannover und Gotha notiert, und in den letzten Jahren wurde sie nun auch bei Dresden und 1892 in Schlesien bei Gnadenfrei — an letzterem Ort nur in einer Zwischenform — nachgewiesen".

So gut wie über die genannten Schmetterlinge sind wir bei andern Tieren über solche Erscheinungen nicht unterrichtet. Ähnlich dürfte es sich aber vielleicht mit der roten und schwarzen Form von *Sciurus vulgaris* verhalten. Auch für diese Spezies gewinnt man aus verschiedenen Teilen ihres Verbreitungsgebietes ein durchaus anderes Bild über das Auftreten des Melanismus. In Deutschland ist die „reguläre" Farbe nach Liebe (1880) rot. Daneben kommen, namentlich in bergigen und hügeligen Gegenden, schwarze Individuen in wechselnder Anzahl vor. Dabei bevorzugen sie, wie Liebe hervorhebt, gewisse Reviere und Waldkomplexe vor den andern und treten in diesen regelmäßig viel häufiger auf, als in den benachbarten, scheinbar dieselben Bedingungen bietenden Waldstrecken, wo die normal rotgefärbten weit überwiegen. „Sodann ist der Prozentsatz der Häufigkeit in derselben Gegend im Wechsel der Zeit ein sehr verschiedener: die schwarzen Hörnchen nehmen im Verhältnis zu den roten einige Jahre hindurch zu und dann wieder ab. So zeigten sich 1845 bis 1847 in den Wäldern des westlichen Vogtlandes außerordentlich viele; gleiches geschah 1838 bis 1840 in den Wäldern zwischen Schleiz und Neustadt, 1850 in den Fürstlichen Hohenloheschen Waldungen im Orlagau und 1871 bis 1872 in einigen Waldungen des Herzogtums Altenburg." Später hat Liebe in seinem Beobachtungsgebiet im Jahre 1878 eine starke Zunahme des Prozentsatzes an schwarzen Stücken an der oberen Saale beobachtet, die dazu führte, dass 1879 fast drei Viertel aller Eichhörnchen schwarz waren. Dieses sporadische und jedesmal auf engbegrenzte Bezirke beschränkt Auftreten der schwarzen Eichhörnchen in Deutschland, in Verbindung mit den Beobachtungen über ihre Fortpflanzung, die ich oben, gleichfalls hauptsächlich nach Liebe, mitgeteilt habe, spricht mit Entschiedenheit dafür, dass die schwarze Form hier gelegentlich als plötzlich entstandene Varietät, also als Mutation erscheint, sich aber neben der roten Stammform nicht halten kann, sondern nach wenigen Generationen verschwindet,

bis wieder ein ebenfalls sprungweise entstandener Nachschub folgt. Gerade das Auftreten in ganz bestimmten Waldrevieren weist darauf hin, dass es nur bestimmte „Familien" sind, in denen jedesmal die Neigung zum Melanismus auftritt. Ähnlich wie in Deutschland scheinen die Verhältnisse in Schweden zu liegen, wo nach Lönnberg (1898) „dann und wann" schwarze Exemplare erlegt werden. Nur scheint ihr Vorkommen hier bedeutend seltener zu sein, als in Deutschland. Östlich von der Weichsel scheint auf einem riesigen Gebiet die rote Stammform fast ganz allein vorzukommen. Aus dem europäischen Russland ist v. Middendorf (1867) kein einziger Fall von Melanismus unter den Eichhörnchen bekannt geworden, weder durch eigne Anschauung, noch aus der Literatur. Noch im nördlichen Ural und in Südwest-Sibirien ist das Sommerkleid der Tiere nach v. Löwis (1884) immer rot. Dieser Forscher hat aber doch einen interessanten Fall von Auftreten des schwarzen Eichhörnchens in Osteuropa ausfindig machen können. Wie im ganzen europäischen Russland, so kommt auch in der Provinz Livland, wie v. Löwis aus jahrzehntelangen Beobachtungen wusste, nur die rote Form von *Sciurus vulgaris* vor. Es ist für das livländische Festland nie eine Ausnahme von dieser Regel bekannt geworden. Auf den Livland im Nordwesten vorgelagerten, nicht eben sehr großen Inseln Oesel und Dagö aber, sind, nach Angaben dort angesessener Jäger, schwarze Exemplare nicht selten beobachtet worden. Ein auf Oesel geschossenes Stück hat v. Löwis selbst zur Untersuchung vorgelegen. Auch hier haben wir wieder dieses gelegentliche Vorkommen in kleinen, abgeschlossenen Gebieten, das auf plötzliche Entstehung der Form hinweist. Ein ganz anderes Bild gewinnen wir aber aus dem östlichen Sibirien. Hier wird das schwarze Eichhörnchen um so häufiger, je weiter wir nach Osten fortschreiten, bis es schließlich im Amurgebiete das rote ganz verdrängt. Dabei können nach v. Middendorf (1867) die Verbreitungsbezirke der beiden Formen eng aneinander grenzen, aber, wie es scheint, nur dort, wo sie durch große Ströme, wie Jenissei und Lena, voneinander getrennt sind. Im Gegensatz zu Mitteleuropa macht das Auftreten der beiden Formen in Sibirien durchaus den Eindruck, dass wir es hier mit geographischen Varietäten zu tun haben. Und ähnlich ist es in Südeuropa, wo z. B. in Italien und Sizilien nach v. Löwis (1884) die schwarze Farbe wieder „die alleinherrschende" wird. Wäre noch das Auftreten von Übergangsformen aus den zuletzt besprochenen Gebieten erwiesen, so würden die Verhältnisse ganz analog liegen wie bei der Nonne und dem Birkenspanner. Leider fehlen die Angaben hierüber fast gänzlich. Es wird wohl gelegentlich von braunschwarzen Tieren aus Sibirien gesprochen, aber ohne alle Details. Blasius (1857) sagt allerdings, „dass man die Farbenübergänge in allen Zwischenstufen beobachten

kann," gibt aber nicht an, von wo er solche Übergangsformen erhalten hat. Da sie nach Liebe in Deutschland nicht vorkommen, liegt es nahe zu glauben, dass Blasius sie aus Italien bezogen hat. Doch lässt sich Sicheres hierüber nicht mehr ausmachen.

Ich bin über die Eichhörnchenfrage zum Teil auch deswegen so ausführlich geworden, um zu zeigen, wie vorsichtig man zu sein hat bei Erörterungen über den Einfluss von Nahrung und Klima auf die Färbung einer Tierart, wie sie oft, noch in jüngster Zeit von Lönnberg (1898) gerade in bezug auf Melanismen angestellt worden sind. Immer müsste in solchen Fällen versucht werden, festzustellen, ob es sich wirklich um geographische Varietäten oder um einfache Aberrationen handelt. Wo Übergänge fehlen, werden wir meist berechtigt sein, das letztere anzunehmen. Die hierauf gerichteten Untersuchungen haben also für die Tiergeographie einen ähnlich hohen Wert wie für die Vererbungslehre.

Alle mitgeteilten Tatsachen, so wenig befriedigend unsere Kenntnis von einigen unter ihnen noch ist, bestätigen in ihrer Gesamtheit doch den Satz, dass nur die fluktuierende Variation der wirkliche Weg des organischen Fortschrittes ist, der zur Bildung neuer Arten führt. Die sprungweise sich vollziehende Abänderung oder Mutation stellt immer einen Abweg dar, der in eine Sackgasse führt, welche über kurz oder lang zu Ende geht. Der alte Spruch Natura non saltum facit gilt auch für die Artbildung. Den Grund hierfür fanden wir in dem grundverschiedenen Verhalten der Determinanten in beiden Fällen. In mutierten Formen sind sie exklusiv gegen die Determinanten der Stammform und der anderen Mutanten. Bei der fluktuierenden Variation bleiben sie dagegen in den verschiedenen Rassen und Varietäten, ja sogar in guten Spezies harmonisch und wirken in den Bastarden gemeinsam an der Determinierung der Zellen und Organe des Soma. Die Weiterentwickelung der Varietät zur selbständigen Art geht nun, wenn wir uns auf einen streng vererbungstheoretischen Standpunkt stellen, dadurch vor sich, dass die betreffenden Formen die Fähigkeit verlieren, miteinander fruchtbare Bastarde zu liefern. Auch hierfür muss der Grund im Keimplasma der Organismen gesucht werden. Haecker (1902) hat zuerst die Vermutung ausgesprochen, die Bildung funktionsfähiger Gameten bei den Arthybriden könne daran scheitern, dass die Reifungserscheinungen, vor allem die Konjugation väterlicher und mütterlicher Chromosomen nicht mehr regelrecht vollzogen werden können. Oder mit anderen Worten, die Übereinstimmung der Bestandteile des Keimplasmas nah verwandter Arten ist noch so groß, dass die beiderseitigen Gameten sich in der Befruchtung vereinigen und einen lebensfähigen Organismus hervorbringen können. Dagegen ist die gegenseitige Affinität der Chromosome

oder Ide die „Chromotaxis", wie Haecker es genannt hat, bereits so vermindert, dass sie die Konjugation verweigern. Vielmehr zeigen sie „Repulsion" gegeneinander. Die Ausdrücke „Affinität" und „Repulsion" verwendet übrigens schon Darwin in ganz demselben Sinne in seiner Theorie der Pangenesis (1868). Schon vor dem Erscheinen von Haecker's (1902) Arbeit hatte Guyer (1900) gezeigt, dass in den Geschlechtsorganen von Taubenbastarden sich in der Tat Anomalien zeigen, die die Bildung von funktionsfähigen Gameten zur Unmöglichkeit machen. Wenn Haecker's Hypothese damit auch noch nicht ganz strikt bewiesen ist, so hat sie schon an und für sich große überzeugende Kraft. Man kann in der Tat die Unfruchtbarkeit der Bastarde durch keine andere Annahme so einfach und so im Einklang mit unserem ganzen Wissen von der Vererbung erklären. Beiläufig möchte ich hier noch einen hochinteressanten Fall von einem unfruchtbaren Bastard erwähnen, weil er wenig bekannt zu sein scheint und zu weiteren Untersuchungen anregen könnte. Rörig (1900) berichtet von einer Kreuzung zwischen Axis- und Edelhirsch im Wildpark bei Koburg. Der Bastard war ein männliches Tier. Er machte aber „hinsichtlich seiner Figur ganz den Eindruck eines weiblichen Individuums, indem der Kopf länglich schmal und die Extremitäten schlank gebaut waren." Das Tier, das etwa 8 Jahre alt wurde, setzte, als es heranwuchs, ein sehr merkwürdig gestaltetes Kümmergeweih auf. Regungen des Geschlechtstriebes hat er während seines ganzen Lebens nicht gezeigt. „Es ist niemals beobachtet worden, dass dieser Hirsch zur Brunstzeit sich anders benommen hätte als außerhalb dieser Zeit; er hat weder geschrieen, noch hat er sich begattet, so dass man wohl annehmen muss, dass er fortpflanzungsunfähig war." Rörig glaubt, dass das Tier ein Hermaphrodit gewesen sei. Liegt es aber nicht viel näher, dass alle Anomalien des merkwürdigen Geschöpfes: sein weiblicher Habitus, das Kümmergeweih, der Mangel des Geschlechtstriebes einfach die Folge seiner illegitimen Herkunft waren? Rörig (1899) hat ja selbst durch exakte Untersuchungen bewiesen, dass die Kastration, wenn sie nur früh genug ausgeführt wird, nicht nur Verkümmerung des Geweihes hervorruft, sondern auch die Schädelform u. s. w. nach der weiblichen Richtung verschiebt. Und dieselben Folgen wie die Vernichtung normal angelegter Geschlechtsorgane kann doch auch die angeborene, durch die Bastardierung verursachte Anomalie hervorrufen.

Die nächste Etappe auf dem Wege der Formentrennung wäre dann die völlige Unfruchtbarkeit zwischen zwei Arten. Die Veränderungen im Keimplasma sind dann bis zur „Repulsion der Gameten" gediehen. Doch ist es gewiss nicht nötig, dass es ausschließlich die Verminderung der Affinität des Chromatins ist, welche die völlige Unfruchtbarkeit bewirkt. Vielmehr können sehr wohl

auch Unterschiede im Plasma der Ei- und Spermazellen hier mitspielen. Völlige gegenseitige Sterilität finden wir in der Regel erst bei Tieren oder Pflanzen, welche wir in verschiedene Gattungen stellen. Es ließen sich so für die letzten Kategorien des Systems, Genus, Spezies, Varietät scharfe Definitionen auf Grund der verschiedenen Affinitätsgrade des Keimplasmas finden, wie das auf der nebenstehenden Tabelle versucht worden ist. Das kann aber selbstverständlich immer nur rein theoretische Bedeutung beanspruchen. Denn die Systematik kann in praxi natürlich nur in den wenigsten Fällen auf die Fortpflanzungsverhältnisse Rücksicht nehmen.

Auch die plötzlich entstandenen Formen lassen sich nach Affinitätsgraden gliedern. Die de Vries'schen Mutationen und tierische Formen, die sich ähnlich verhalten, lassen sich in einer Gruppe vereinigen. Sie unterscheiden sich von Varietäten durch die Exklusivität der Determinanten, besitzen sonst aber zur Stammform und untereinander noch vollkommene, unverminderte Affinität. In den Mendel'schen Fällen ist dagegen die Affinität in besonderer, nur für sie charakteristischerweise verringert. Nicht nur sind die Determinanten exklusiv, sondern die Ide verweigern auch den Austausch. So erhalten wir zwei verschiedene Skalen von verschiedenen Affinitätsgraden, eine mit drei, die andere mit zwei Stufen. Zur Bildung von Arten, Gattungen etc. führt nach unserer Auffassung nur die eine, auf der Tabelle linksstehende.

Tabelle der Variationsweisen und Affinitätsstufen.

	Fluktuation Harmonie der Determinanten	Mutation Exklusivität der Determinanten
I. Stufe	Affinität vollkommen Intermediäre fruchtbare Bastarde Varietät	Affinität vollkommen Irreguläre Spaltung der Bastarde (oder Konstanz) de Vries'sche Mutanten
II. Stufe	Repulsion der Idanten Intermediäre unfruchtbare Bastarde Spezies	Repulsion der Ide Dominanz und reguläre Spaltung der Bastarde Mendel'sche Mutanten
III. Stufe	Repulsion der Gameten Fruchtbarkeit aufgehoben Genus	

Natürlich kann eine Tierart sich gleichzeitig durch Fluktuation und Mutation verändern, und so entstehen dann Verhältnisse, wie wir sie oben von *Helix hortensis* und *nemoralis* und den melanistischen Feliden kennen lernten. Aber auch sonst sind die Rubriken der

Tabelle in der Natur nicht ganz scharf geschieden, sondern durch Übergänge vermittelt.

Die gegenseitige Fruchtbarkeit der Arten ist ja längst als eine sehr verschieden hohe bekannt. Oft paaren sich z. B. die Bastarde nicht mehr untereinander, wohl aber noch mit einer der Stammformen. Und auch von Arten, die sich in der Regel nicht fruchtbar kreuzen lassen, werden mitunter Hybride erzielt. Kurz es gibt eine ganze Reihe von verschiedenen Graden der Unfruchtbarkeit auf der linken Seite der Tabelle.

Interessanter und weniger allgemein bekannt dürfte es sein, dass auch die verschiedenen Grade der Mutationen untereinander und mit den Fluktuationen durch Übergänge verbunden sind. Die Ancon-Schafe z. B., die nach Entstehung und Vererbungsmodus im allgemeinen durchaus als Mutanten zu betrachten sind, welche sich mit andern Rassen nicht mischen lassen, haben nach Darwin (1868) in seltenen Ausnahmefällen doch bei Kreuzungen intermediäre Bastarde geliefert. Darwin berichtet in demselben Werk von einer andern Schafrasse, die für uns noch interessanter ist. Im Jahre 1828 wurde in einer Merinoherde ein Widderlamm geboren, das sich von den typischen Stücken scharf unterschied. Es war von auffallend geringer Größe mit großem Kopf, langem Hals, schmaler Brust und langen Seiten, und besaß eine merkwürdig lange, glatte, schlichte, seidenartige Wolle. Seiner Entstehung nach dürfte auch dieses Tier unbedingt als Mutante zu betrachten sein. Trotzdem erzeugte es, mit gewöhnlichen Merinos gepaart, halbschlächtige Tiere.

Auch vom schwarzen Panther sind Fälle bekannt geworden, die den sonstigen Beobachtungen über diese Tierform widersprachen. So befand sich nach Weinland (1862) in einer Menagerie ein Panther von dunkelaschgrauer Grundfarbe mit schwarzen Extremitäten und ebenso gefärbter „Mundgegend". Seine Herkunft war nicht bekannt, und das Tier ist als neue Art *Felis poliopardus* beschrieben worden. Wahrscheinlich ist er aber ein Bastard vom Jaguar und schwarzen Panther gewesen. Denn von einem ganz ähnlichen in einer spanischen Menagerie geborenen Stück steht diese Abstammung fest. Dieser zweite Fall ist noch besonders interessant, weil der intermediäre Bastard auf sein Verhalten bei Kreuzungen geprüft worden ist. Mit seinem Vater, dem Jaguar gepaart, brachte es zwei Junge zur Welt. Nach Sace (1863) war „das eine ein Jaguar, das andere ein schwarzer Panther". Hier verhielten sich also die Ide in den Soma- und Keimzellen eines und desselben Tieres verschieden — in jenen harmonisch, in diesen exklusiv.

Ganz ähnlich, nur noch komplizierter ist das gegenseitige Verhältnis von *Corvus corone* und *C. cornix*. Ich habe es bereits oben ausführlich besprochen. Es liegen erstens für die beiden Krähen Beobachtungen kompetenter Autoritäten vor, dass bei Kreuzung

unter den Hybriden nur reine Exemplare beider Formen gefunden werden. Es kann neben diesen aber auch wenigstens ein intermediär gefärbtes Stück auftreten. Solche Mischformen untereinander oder mit einer der Stammformen gekreuzt, ergeben aber, wie es scheint, regelmäßig immer wieder lauter reine Stücke der beiden großelterlichen Typen. Sie verhalten sich also völlig analog dem „grauen Panther", dem Mischling von Jaguar und *„Felis melas"*. Schließlich sprechen die Angaben von Menzbier (1885) dafür, dass bei Salzburg die Verhältnisse noch anders sind. Da dort reine Nebelkrähen überhaupt nicht mehr vorkommen, sondern neben der Rabenkrähe nur Mischformen, wird man zu der Angabe gezwungen, dass diese dort die Regel bilden bei Kreuzungen von *Corvus corone* und *C. cornix*, und dass sie sich ihrerseits konstant rein erhalten können. Das gegenseitige Verhalten der beiden Krähen ist übrigens dringend einer erneuten und zwar in verschiedenen Verbreitungsbezirken gleichzeitig vorzunehmenden Untersuchung bedürftig.

Auch die stummelschwänzigen Exemplare, die zuweilen in der Nachkommenschaft der Katze von Man nach Paarung mit geschwänzten Tieren vorkommen, könnten vielleicht als wirkliche Mischformen aufzufassen sein. Doch ist hier die Möglichkeit einer neu aufgetretenen Mutation nicht ausgeschlossen. Bestimmt dürfte letzteres der Fall sein, bei den schwanzlosen Individuen, die von Kennel's (1902) stummelschwänziger Katze geboren wurden.

Einen weiteren, häufiger beobachteten Übergang von intermediären zu spaltenden Bastarden bilden die sogen. Mosaikhybride. Sie treten, wie es scheint, überhaupt nur als Ausnahmen auf, und zwar sowohl bei de Vries'schen als bei Mendel'schen Mutanten. Ich erwähnte bereits oben einen von Standfuß mitgeteilten Fall. In einer Brut von *Psilura monacha* × ab. *eremita* fanden sich neben zahlreichen reinen Stücken sechs Mosaikindividuen. Nach Darwin (1868) wird der haarlose Zustand des Paraguayhundes in der Regel „entweder vollständig oder gar nicht auf die Mischlingsnachkommen überliefert." Darwin hat aber selbst einen solchen Bastard gesehen, welcher einen Teil seiner Haut haarig, den andern nackt trug. „Die Teile waren so deutlich voneinander getrennt, wie bei gescheckten Tieren." Einen Bastard zwischen einem aus Mexiko importierten haarlosen Hunde und einer Wachtelhündin hat ferner Tiemann (1865) beschrieben. Das Gebiss glich fast völlig dem des Vaters, das wie bei allen nackten Hunden sehr schwach und lückenhaft war. Behaarte Stellen fanden sich nur am Kopfe, am Schwanz und an den Beinen. Auch an diesen Stellen war die Behaarung nur dünn und schwach. Das Tier hatte vier aus demselben Wurf stammende Geschwister, von denen zwei „nach jeder Richtung zur Wachtelhundrasse gehörten, die übrigen aber,

ihrer Bekleidung gemäß, eher der nackthäutigen als irgend einer andern Rasse zugezählt werden mussten".

Im Anschluss an den Paraguayhund führt Darwin noch an, dass, wenn fünfzehige Dorkinghühner mit andern Rassen gekreuzt werden, die Jungen oft fünf Zehen an dem einen Fuß und vier an dem andern haben. Auch solche Fälle sind wohl als echte Mosaikhybride aufzufassen. Und in ganz ähnlicher Weise können nach Darwin Nachkommen von „einhufigen" und gemeinen Schweinen zwei Füße „mit ordentlich geteilten und zwei mit vereinten Hufen" besitzen. Von diesen beiden Fällen gehört der letztgenannte vermutlich zu den de Vries'schen, der erste nach Bateson (1904), wie oben erwähnt, zu den Mendel'schen Mutanten.

Häufiger kommt es vor, dass Rassen, die zu den typischen Mendel'schen gehören, ausnahmsweise irregulär spalten. So hat Ewart (1902) aus der Kreuzung eines wilden Kaninchens mit einem weißen Angorabock sowohl weiße als graue Nachkommen erhalten. Und ähnliche Erfahrungen haben andere Forscher gemacht. Auch Lang (1904) hat bei seinen Zuchten von fünfbänderigen und bänderlosen *Helix hortensis*, die im allgemeinen ebenfalls streng nach den Mendel'schen Regeln ausfielen, zuweilen schon in der ersten Generation das Aufspalten in beide elterlichen Formen beobachten können.

Schließlich möchte ich noch erwähnen, dass auch „gute Arten" zuweilen Mosaikbastarde erzeugen können. Bei den oben erwähnten Kreuzungsprodukten von *Lepus europaeus* und *timidus* scheinen sich im Winterkleide nach Brehm (1891) die graue und weiße Färbung scharf gegeneinander abzusetzen, so dass man wohl den Verdacht auf einen leichten Grad von Exklusivität der Determinanten aussprechen könnte. Echte Mosaikbastarde sind vielleicht die ebenfalls schon aufgeführten Hybride von *Cygnus olor* und *Cygnus atratus*. Nach Noll (1868) hatten sie ein durchweg weiß und schwarz geschecktes Gefieder. Aus allem Mitgeteilten geht hervor, dass die verschiedenen Gruppen von Veerbungserscheinungen, nach unserer Auffassung also die verschiedenen Affinitätsstufen, sich keineswegs ganz unvermittelt gegenüber stehen. Sie sind im Gegenteil alle miteinander durch Übergänge verknüpft. Auch hier zeigt sich wieder, dass die scharfen Grenzen, die wir überall so gerne setzen, in der Natur gar nicht vorhanden sind, sondern nur von uns in sie hinein gedeutet werden.

Ich bin am Schluss: Fassen wir die Ergebnisse der Untersuchung noch einmal kurz zusammen, so erhalten wir als wichtigstes Resultat eine schärfere Begründung des Unterschiedes zwischen den beiden Kategorien von Variationen. Sie weichen voneinander auch in den Vererbungserscheinungen ab. Ihre Unterschiede müssen also in Besonderheiten der Keimplasmastruktur begründet sein.

Die durch Fluktuation entstandenen Varietäten haben

sich bei aller Verschiedenheit untereinander die Harmonie der Determinanten bewahrt und ergeben deshalb bei Kreuzung intermediäre Bastarde. Sie allein führen zur Artbildung durch allmähliche Schwächung der Affinität zwischen den Keimplasmen im Laufe der phylogenetischen Entwickelung. Diese geht in zwei Etappen vor sich. Anfangs wird nur die Affinität der Idanten so weit herabgesetzt, dass die Gameten sich wohl noch zu einer entwickelungsfähigen Zygote vereinigen können. Zur Bildung von normalen Keimzellen in den Sexualorganen der Bastarde kann es aber nicht mehr kommen, da die Idanten nicht mehr imstande sind zu konjugieren und die Reifungserscheinungen infolgedessen nicht mehr normal verlaufen können. Die Bastarde müssen deshalb unfruchtbar sein: die Varietät hat sich zur Art weiter entwickelt.

Wenn die Affinität der Keimplasmen noch weiter herabgesetzt wird, so kann es überhaupt nicht mehr zu einer erfolgreichen Paarung kommen. Nach unserer Auffassung ist in solchen Fällen die Repulsion der Idanten weiter gediehen zur Repulsion der Gameten. Solches ist die Regel bei Arten, die verschiedenen Gattungen angehören.

Die Mutation führt überhaupt nicht zur Artbildung, sondern lässt nur „Spielarten" entstehen, die immer wieder ausgemerzt werden und nur vorübergehende Erscheinungen darstellen. Die Mutanten enthalten immer wenigstens ein Merkmal, dessen Determinanten sich gegen die entsprechenden der andern Mutanten und der Stammform exklusiv erweisen. Es kommt daher nie zu intermediären Bastarden. Von Mutationen lassen sich zwei Stufen unterscheiden. Die Determinanten der de Vries'schen Mutanten zeigen, abgesehen von ihrer Exklusivität, noch vollkommene Affinität untereinander. Die Ide lassen sich bei der Rekonstitution der Chromosomen während der Reifungsperiode der Keimzellen gegeneinander austauschen. Demgemäß spalten die Bastarde schon in der ersten und in allen folgenden Generationen irregulär.

In den Mendel'schen Mutanten ist dagegen Repulsion der Ide eingetreten. Der Austausch der Ide unterbleibt. Es werden somit in bezug auf ein Merkmal, oder auf einige, reine Gameten gebildet. Bei Kreuzungen treten infolgedessen die Erscheinungen der Mendel'schen Regeln auf: Dominanz des einen Merkmals in der ersten, und Spaltung in dem Verhältnis von 3:1 in der zweiten Generation.

Behalte ich mit meiner Auffassung, dass nur die fluktuierende

Variation zur Bildung neuer Arten führt, Recht, so ist damit auch der Zuchtwahllehre eine neue Stütze geschaffen. Denn da die durch allmähliche Abänderung entstandenen Varietäten bei Kreuzung mit dem Stammtypus immer Mischformen ergeben, so bleibt, außer geographischer oder sonstiger Isolierung, die Selektion der einzige Faktor, der die Formentrennung bewirken kann durch Ausmerzung der weniger zweckmäßigen Varietät. Es arbeitet dann eben die Natur doch ebenso wie die künstliche Züchtung, wie Darwin es zuerst ausgesprochen, und woran Weismann trotz allen Widerspruchs festgehalten hat.

Was zuletzt noch das Verhältnis meiner Hypothese zu andern Vererbungstheorien betrifft, so erweist sie sich einfach als Anwendung der Weismann'schen Determinantenlehre auf spezielle Fälle. Mit dieser stimme ich in der Tat in allen wesentlichen Stücken überein. Abgewichen bin ich von ihr nur, soweit ich auf neuere Beobachtungen Rücksicht nehmen musste, die Weismann bei der Aufstellung seiner Theorie noch nicht kennen konnte.

Auf die Neuentstehung von Determinanten im Keimplasma, die ja ein Postulat sowohl der Pangenesistheorie als der Determinantenlehre ist, bin ich nicht näher eingegangen. Neue Gesichtspunkte für diese Frage hat meine Untersuchung mir nicht ergeben. Ich habe daher nichts hinzuzufügen zu den Darlegungen Weismann's hierüber in seiner Germinalselektion (1906).

Literaturverzeichnis.

1892a. Alexander, G. und A. Kreidl, Anatomisch-physiologische Studien über das Ohrlabyrinth der Tanzmaus, in: Arch. f. d. ges. Physiol., 88. Bd., 1892.

1892b. — und A. Kreidl, Zur Physiologie der neugeborenen Tanzmaus, in: Centralbl. f. Physiol., 16. Bd., 1892.

1892c. — und A. Kreidl, Die Labyrinthanomalie japanischer Tanzmäuse, ibid.

1894. Bateson, W., Materials for the study of variation. London 1894.

1902. — Reports to the evolution committee of the Royal Society. Report I. London 1902.

1903. — The present state of knowledge of colour heredity in Mice and Rats, in: Proc. Zool. Soc. London 1903.

1899. Blaauw, F. E., On the breeding of the Weka Rail and Snow-Goose in captivity, ibid. 1899.

1857. Blasius, J. H., Naturgeschichte der Säugetiere Deutschlands. Braunschweig 1857.

1896. Böttger, O., Freilebende Bastarde zwischen Eisfuchs und Rotfuchs, in: Zool. Garten, Bd. XXXVII, 1896.

1902. Boveri, Th., Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns, in: Verh. phys.-med. Ges., Würzburg, N. F., Bd. XXXV, 1902.

1904. — Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904.

1891. Brehm, A., Tierleben. III. Aufl. Leipzig und Wien 1891.

1903. Castle, W. E., The heredity of „Angora" coat in mammals, in: Science, Vol. 18, 1903.

1903. Correns, C., Die Merkmalspaare beim Studium der Bastarde, in: Ber. Deutsch. Bot. Ges., XXI. Jahrg., 1903.

1905. — Über Vererbungsgesetze. Berlin 1905.

1903. Cuenot, L., L'hérédité de la pigmentation chez les souris, in: Arch. Zool. expér., Sér. 4, T. 1, 1903.

1902. Cyon, E. v., Beiträge zur Physiologie des Raumsinnes. I. Teil. Neue Beobachtungen an den japanischen Tanzmäusen, in: Arch. ges. Physiol., 89. Bd., 1902.
1868. Darwin, Ch., Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation, übers. v. J. V. Carus, Stuttgart 1868.
1893. Emery, C., Gedanken zur Deszendenz- und Vererbungstheorie, in: Biol. Centralbl., 13. Bd., 1893.
1902. Ewart, J. C., Das experimentelle Studium der Variation, in: Naturw. Rundschau, 17. Jahrg., 1902.
1903. Farabee, Notes on Negro albinism, in: Science, Vol. 17, 1903.
1905. Fick, R., Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung, in: Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Suppl. 1905.
1873. Fischer, J. v., Iltis (*Mustela putorius*) und Frett (*Mustela furo*), in: Zool. Garten XIV. Jahrg., 1873.
1874. — Beobachtungen über Kreuzungen verschiedener Farbenspielarten innerhalb einer Spezies, in: Zool. Garten, XV. Jahrg., 1874.
1905. Goldschmidt, R., Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwickelung von *Zoogonus mirus*, in: Zool. Jahrb. Anat., 21. Bd., 1905.
1904. Groß, J., Die Spermatogenese von *Syromastes marginatus* L., ibid., 20. Bd., 1904.
1900. Guyer, M. F., Spermatogenesis of normal and hybrid pigeons. Chicago 1900.
1895. Haake, W., Über Wesen, Ursachen und Vererbung von Albinismus und Scheckung, in: Biol. Centralbl., 15. Bd., 1895.
1903. Haecker, V., Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile etc., in: Jen. Zeitschr. f. Naturw., 37. Bd., N. F., 30. Bd., 1903.
1904. — Bastardierung und Geschlechtszellenbildung, in: Zool. Jahrb., Suppl.-Bd. VII, Festschr. f. August Weismann.
1888. Hartwig, W., Zur Fortpflanzung einiger Landschnecken, in: Zool. Garten, XXIX. Jahrg., 1888.
1889. — Zur Fortpflanzung einiger Heliciden, ibid., XXX. Jahrg., 1889.
1902. Kennee, J., Über eine stummelschwänzige Katze und ihre Nachkommen, in: Zool. Jahrb. Syst., 15. Bd., 1902.
1902. Kishi, K., Das Gehörorgan der sogen. Tanzmaus, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., 71. Bd., 1902.
1904. Kleinschmidt, Diskussion z. d. Vortrag von L. Plate: Die Mutationstheorie etc., in: C. R. 6. Congr. internat. Zoologie. Bern 1904.
1864. Kölliker, A., Über die Darwin'sche Schöpfungstheorie, Zeitschr. f. wiss. Zool., 14. Bd., 1864.
1899. Korschinsky, S., Heterogenesis und Evolution, in: Naturw. Wochenschr., 14. Bd., 1899.
1904. Lang, A., Über Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätenbildung von *Helix hortensis* Müll. und *Helix nemoralis* L., in: Festschr. z. 70. Geburtstag von Ernst Haeckel. Jena 1904.
1893. Langkavel, B., Die Gemse, in: Zool. Garten, XXXIV. Jahrg., 1893.
1905. Lerat, P., Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du *Cyclops strenuus*, in: La Cellule, T. XXII, 1905.
1880. Liebe, Th., Die Färbung des gemeinen Eichhörnchens (*Sciurus vulgaris*), in: Zool. Garten, XXI. Jahrg., 1880.
1898. Lönnberg, E., Über eine melanistische Varietät vom Serval nebst Bemerkungen über andere melanistische Säugetiere, in: Zool. Jahrb. Syst., 10. Bd., 1898.
1884. Löwis, O. von, Schwarze Eichhörnchen, in: Zool. Garten, XXV. Bd., 1885.
1864. Martens, E. von, Bemerkungen über Pantherarten, ibid., V. Bd., 1864.
1901. Mendel, G., Versuche über Pflanzenhybriden (1865 u. 1869), herausg. von Erich Tschermak, in: Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften, Leipzig 1901.
1885. Menzbier, Kreuzung und Aussterben von Tierarten, in: Biol. Centralbl., 4. Bd., 1885.
1867. Middendorf, A. von, Sibirische Reise, II. Teil, Petersburg 1867.
Naumann, J. H., Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas, herausg. von C. Hennicke, Gera-Untermhaus o. D.

1903. Plate, L., Über die Bedeutung des Darwin'schen Selektionsprinzips und Probleme der Artbildung. 2. Aufl., Leipzig 1903.
1904. — Die Mutationstheorie im Lichte zoologischer Tatsachen, in: C. R. 6. Congr. internat. Zoologie, Berne 1904.
1905. Prandtl, Reduktion und Karyogamie bei Infusorien, in: Biol. Centralbl. XXV. Bd., 1905.
1902a. Rawitz, B., Zur Frage über die Zahl der Bogengänge bei japanischen Tanzmäusen, in: Centralbl. f. Physiol., 15. Bd., 1902.
1902b. — Noch einmal die Bogengangsfrage bei japanischen Tanzmäusen, ibid., 16. Bd., 1902.
1895. Ribot, Th., Die Vererbung, übers. von H. Kurella, Leipzig 1895.
1897. Rörig, A., Über Haltung und Fortpflanzung von Rehen in zoologischen Gärten und Kreuzung abnorm gefärbter Rehe im Frankfurter Garten. in: Zool. Garten, XXXVIII. Jahrg., 1897.
1899. — Welche Beziehungen bestehen zwischen den Reproduktionsorganen der Cerviden und der Geweihbildung derselben, in: Arch. Entwickelungsmech., 8. Bd., 1899.
1900. — Einiges über Cerviden, in: Zool. Garten, XLI. Jahrg., 1900.
1903. — Über Säugetierbastarde, ibid., XLIV. Jahrg., 1903.
1863. Sace, Brief an den Herausgeber des Zool. Gartens, ibid., IV. Jahrg., 1863.
1864. Schmidt, M., Die schwanzlose Katze von der Insel Man, ibid., V. Jahrg., 1864.
1878. — Nachrichten aus dem zoologischen Garten zu Frankfurt a. M., ibid., XIX. Jahrg., 1878.
1904. Schröder, Chr., Kritische Beiträge zur Mutations-, Selektions- und zur Theorie der Zeichnungsphylogenie bei den Lepidopteren, in: Allgem. Zeitschr. f. Entomologie, IX. Bd., 1904.
1892. Staats von Waquant-Geozelles, Aus dem Tierleben der Heimat. III. Weitervererbung von Albinismus, in: Zool. Garten, XXXIII. Jahrg., 1892.
1896. Standfuß, Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge, Jena 1896.
1904. Straßburger, E., Über Reduktionsteilung, in: Sitz.-Ber. kgl. preuß. Akad. Wiss. Phys.-Math. Kl. 1904.
1905. — Typische und allotypische Kernteilung, in: Jahrb. f. wiss. Bot. 1905.
1902. Sutton, W. S., On the morphology of the chromosome group in *Brachystola magna*, in: Biol. Bull., Vol. 4, 1903.
1903. — The chromosomes in heredity, ibid.
1902. Thienemann, J., Einiges über unsere Krähen, in: Königsberger Land- und Forstwirtschaftl. Zeit., XXXVIII. Jahrg., 1902.
1865. Tiemann, Fr., Meine Hündin, Bastard von einem nackten afrikanischen Hunde und einer hiesigen Wachtelhündin, in: Zool. Garten, VI. Jahrg., 1865.
1868. — Albinismus, ibid., IX. Jahrg., 1868.
1903. Tschermak, E., Die Theorie der Kryptomerie und des Kryptohybridismus. II. Über die Existenz kryptomerer Pflanzenformen, in: Beihefte z. bot. Centralbl., Bd. XVI, 1903.
1903a. Vries, H. de, Die Mutationstheorie. Leipzig 1903.
1903b. — Befruchtung und Bastardierung. Leipzig 1903.
1863. Wagner, R., Über eine wichtige Aufgabe der zoologischen Gärten zur Erforschung der Speziescharaktere und der Bastardbildung, in: Zool. Garten, IV. Jahrg., 1863.
1861. Weinland, D., Was ein zoolog. Garten leisten soll, ibid., II. Jahrg., 1861.
1862a. — Herrn Kreuzberg's Menagerie, ibid., III. Jahrg., 1862.
1862b. — Über die schwanzlose Katze der Insel Man, ibid., III. Jahrg., 1862.
1892. Weismann, A., Das Keimplasma. Jena 1892.
1896. — Über Germinalselektion, eine Quelle bestimmt gerichteter Variation. Jena 1896.
1902. — Vorträge über Deszendenztheorie. Jena 1902.
1867. Willemoes-Suhm, R. von, Fortpflanzung der Albinos, in: Zool. Garten, VIII. Jahrg., 1867.
1904a. Wolterstorff, W., Über *Triton Blasii* de l'Isle und den experimentellen Nachweis seiner Bastardnatur, in: Zool. Jahrb. Syst., 19. Bd., 1904.

1904b. *Triton Blasii* und die Mendel'sche Regel, in: C. R. 6. Congr. internat. Zoologie, Berne 1904.
1906. Ziegler, H. E., Die Vererbungslehre in der Biologie. Jena 1905.

Gießen, März 1906.

Beispiele rezenter Artenbildung bei Ameisengästen und Termitengästen.

Von E. Wasmann S. J. in Luxemburg.

Wenn man von rezenter Artenbildung spricht, so kann das Wort „rezent" in verschiedenem Sinne genommen werden. Entweder versteht man hierunter eine gegenwärtig noch sich vollziehende Umbildung der Arten, oder eine solche, welche — geologisch gesprochen — vor sehr kurzer Zeit sich ereignete, obwohl wir von ihr nicht mehr feststellen können, ob sie heute schon abgeschlossen ist, oder noch fortdauert. Einige Beispiele für beide Formen aus meinem Fachgebiete will ich hier kurz zusammenfassen und durch neue Beobachtungen ergänzen.

1. Zur *Dinarda*-Entwicklung.

Als Beispiel rezenter Artenbildung im ersteren Sinne habe ich 1901[1]) die Gattung *Dinarda* unter den Kurzflüglern (Staphyliniden) angeführt. Es ließ sich zeigen, dass unsere nord- und mitteleuropäischen zweifarbigen (rot und schwarzen) *Dinarda*-Formen, welche an verschiedene Arten oder Rassen der Gattung *Formica* angepasst sind, auf verschiedenen Stufen zur Artenbildung stehen. Zwei derselben, *Dinarda dentata* (bei *F. sanguinea*) und *D. Märkeli* (bei *F. rufa*) sind bereits in ihrem ganzen Verbreitungsgebiete zu so konstanten Formen geworden, dass man sie früher nicht mit Unrecht als „Arten" bezeichnete. Zwei andere nahe verwandte Formen dagegen, *D. Hagensi* (bei *F. exsecta*) und *D. pygmaea* (bei *F. rufibarbis* und speziell bei der Var. *fusco-rufibarbis*) sind erst im Anpassungsprozesse an ihre Wirtsameisen begriffen; in einigen Teilen des Verbreitungsgebiets der letzteren sind sie bereits zu festbegrenzten Formen geworden, in anderen Gegenden zeigen sie noch zahlreiche Übergänge zu *D. dentata*, in anderen endlich hat überhaupt noch keine Anpassung von *Dinarda* an *F. exsecta* und *rufibarbis* stattgefunden. Wir haben also in diesen beiden *Dinarda* Formen vor uns, die auf dem Wege der Varietäten- und Rassenbildung allmählich jener Stufe der Artenbildung sich nähern, welche von *Dinarda dentata* und *Märkeli* bereits früher erreicht wurde.

Meine seitherigen Beobachtungen haben diese Auffassung im wesentlichen bestätigt und zugleich auch einige weitere Anhaltspunkte ergeben bezüglich der äußeren Faktoren, welche jenen auf

---

1) Gibt es tatsächlich Arten, die heute noch in der Stammesentwickelung begriffen sind? (Biol. Centralbl. XXI, Nr. 22 u. 23.)

Anpassung beruhenden Differenzierungsprozess bedingen[1]). Je früher in einer Gegend die Anpassung von *Dinarda* an *F. exsecta* und *rufibarbis* stattgefunden hat, je mehr sie ferner durch örtliche Isolierung der betreffenden Ameisennester von jenen der verwandten *Formica*-Arten (besonders von *F. sanguinea*) unterstützt wurde, desto weiter ist auch die Differenzierung der betreffenden *Dinarda*-Formen fortgeschritten. Am deutlichsten zeigte sich dies bisher bei der Differenzierung von *D. pygmaea* gegenüber ihrer Stammform *dentata*.

Auch für *D. Hagensi* sind in den letzten Jahren einige neue Momente hinzugekommen, welche bestätigen, dass ihre Anpassung an *F. exsecta* noch nicht vollendet ist, sondern an verschiedenen Punkten ihres Verbreitungsgebietes auf verschiedenen Stufen der Artbildung steht. Donisthorpe[2]) fing zu Bournemouth (Grafschaft Southampton, Südengland) bei *F. exsecta* eine Anzahl *Dinarda*, welche mit den durch v. Hagens 1855 im Siebengebirge entdeckten typischen Exemplaren näher übereinstimmen, als die von mir bei Linz am Rhein 1893—1901 bei derselben Ameise gefundenen *Dinarda*. Mehrere jener englischen Exemplare besitzen nämlich, ebenso wie die v. Hagens'schen Typen, keinen erhabenen, gekielten Seitenrand der Flügeldecken, sondern derselbe ist gleichmäßig gewölbt, wodurch diese Exemplare sogar von der Gattungsdiagnose von *Dinarda* (elytrorum margine laterali carinato) abweichen. Auch sind die Fühler kürzer und gedrungener als bei *D. dentata*. Bei den Linzer Exemplaren ist dagegen der Seitenrand der Flügeldecken deutlich erhaben gekielt, und die Fühler sind etwas schlanker als bei *dentata*. Bei einigen der Donisthorpe'schen Exemplare aus England sind jedoch Übergänge zwischen beiden *Hagensi*-Formen bemerkbar, indem der Seitenrand der Flügeldecken manchmal schwach erhaben ist, und die Fühler minder gedrungen sind. *Dinarda Hagensi* ist also auf verschiedenen Punkten ihres Verbreitungsgebietes verschieden weit zu einer eigenen Form entwickelt; ferner ist sie nach den bisherigen Funden am weitesten entwickelt im rheinischen Siebengebirge und in Südengland, welche zur Diluvialzeit eisfrei blieben und das älteste Anpassungsgebiet dieser *Dinarda* an *F. exsecta* darstellen. Sollte der Differenzierungsprozess, welcher *D. Hagensi* von *dentata* trennt, auch anderswo noch weiter fortschreiten, so würde sich schließlich *D. Hagensi* überhaupt gar nicht mehr unter die Gattungsdiagnose von *Dinarda* unterbringen lassen, weil der gekielte Seitenrand der Flügeldecken bisher für letztere als „wesentlich" galt. Ja wir werden sogar die ganze

1) Vgl. hierüber auch mein Buch „Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie" (Freiburg i. B. 1904), S. 214—215.

2) *Dinarda Hagensi* Wasm., a species of myrmecophilous Coleoptera new to Britain (Entomol. Record 1905, S. 181—182). — Donisthorpe sandte mir Exemplare jener *Dinarda* zu.

Gruppe der *Dinardini* anders begrenzen müssen als bisher, da jener gekielte Seitenrand der Elytren das „wesentlichste" ihrer Merkmale bildete!

Es ist mir von einigen Vertretern der Konstanztheorie entgegengehalten worden, die bei *Dinarda* beobachteten Vorgänge böten keinen Beweis für die Entwickelungstheorie, weil es sich hier nur um eine Entwickelung „innerhalb der Art" handle. In der Tat kann man, wie ich bereits 1896[1]) näher ausgeführt habe, unsere vier zweifarbigen *Dinarda*-Formen vielleicht richtiger als Rassen, denn als Arten im strengen systematischen Sinne bezeichnen. Aber sie stellen jedenfalls Rassen dar, die auf verschiedenen Stufen zur Artbildung stehen: *D. dentata* und *Märkeli* haben sich, was ihre Konstanz anlangt, den „echten Arten" bereits viel mehr genähert als *D. Hagensi* und *pygmaea*. Ferner ist ja bei der typischen *D. Hagensi*, wie oben gezeigt wurde, der gekielte Seitenrand der Flügeldecken verschwunden. Wenn aber bei dieser Entwicklung ein Merkmal schwinden konnte, das man bisher als „wesentlich" nicht bloß für die Art, sondern für die betreffende Gattung, ja sogar für die ganze Gattungsgruppe gehalten hatte, so wird der Einwand, es handle sich bloß um eine Entwickelung „innerhalb der systematischen Art" offenbar hinfällig.

Denken wir uns nun einen ähnlichen Differenzierungsprozess, wie jener ist, der zur Bildung unserer zweifarbigen *Dinarda*-Formen durch Anpassung an verschiedene Arten der Gattung *Formica* geführt hat und noch führt, auf die Anpassung von *Dinarda*-Verwandten an Wirtsameisen verschiedener Gattungen und Unterfamilien ausgedehnt, so gewinnen wir auch ein phylogenetisches Verständnis für die Differenzierung der Gattungen *Dinarda* und *Chitosa*. Die im Mittelmeergebiete lebende „*Dinarda nigrita*", die später von Casey zur neuen Gattung *Chitosa* erhoben wurde, ist höchst wahrscheinlich durch Anpassung einer *Dinarda*-ähnlichen Stammform an die Myrmicide *Stenamma (Aphaenogaster) testaceopilosum* entstanden, welche die gegenwärtige Wirtsameise von *Chitosa nigrita* ist. Wesentlich derselbe Differenzierungsprozess, den wir in der *Dinarda*-Entwickelung finden, liegt auch hier vor, nur dass er bereits in früherer Zeit begonnen und durch die große Verschiedenheit der Wirtsgattungen *Formica* und *Stenamma* zu einer viel größeren Kluft zwischen den betreffenden Anpassungsformen geführt hat. Ähnliches ließe sich auch noch für die tropischen Gattungen *Fauvelia* und *Allodinarda* Wasm. ausführen.

Wie ich schon früher bemerkte, wäre es allerdings irrtümlich, hieraus schließen zu wollen, die Bildung neuer Arten und Gattungen habe sich auch bei allen übrigen Ameisengästen und Termitengästen

1) *Dinarda*-Arten oder Rassen (Wien. Entom. Zeitung XV, 4. und 5. Heft, S. 125—142).

auf dem nämlichen Wege einer ganz allmählichen Varietäten- und Rassenbildung vollzogen wie bei *Dinarda*. Für die Gäste des Trutztypus, zu denen *Dinarda* gehört, gelten großenteils andere biologische Anpassungsbedingungen als für die Gäste des Symphilentypus und des Mimicrytypus. Neben der fluktuierenden Variation müssen wir jedenfalls auch die Möglichkeit der Bildung neuer Formen durch Mutation in unsere Berechnung ziehen. Ohne die Naturalselektion gänzlich auszuschließen, glaubte ich ferner bei den Gästen des Symphilentypus auch der Amikalselektion eine wichtige Bedeutung als Entwicklungsfaktor zuschreiben zu müssen[1]).

2. Zur Entwicklung der *Lomechusini*.

Während bei unseren *Dinarda*-Formen von einer rezenten Artenbildung im eigentlichen Sinne die Rede war, insofern bei ihnen nämlich der Entwickelungsprozess gegenwärtig noch fortschreitet, bieten uns einige andere Ameisengäste und Termitengäste Beispiele von Artenbildung, die wir als „relativ rezent" bezeichnen können.

Unter diesen Beispielen sei zuerst die Artenbildung bei den Gattungen *Atemeles* und *Xenodusa* kurz berücksichtigt.

Schon in früheren Arbeiten[2]) habe ich gezeigt, dass die Gruppe der *Lomechusini (Lomechusa, Atemeles, Xenodusa)* wahrscheinlich als eine monophyletisch entstandene Gruppe aufzufassen ist, welche von *Myrmedonia*-Verwandten bereits in der Tertiärzeit sich abzweigte und zwar durch Anpassung an das echte Gastverhältnis zu der zirkumpolaren Gattung *Formica*. Ja ich glaubte sogar die gemeinschaftlichen Charaktere dieser Gruppe (gelbe Haarbüschel des Hinterleibs, ausgehöhltes Halsschild, breite Körperform) als „ein Züchtungsprodukt des Symphilieinstinktes von *Formica*" erklären zu müssen. Hieraus folgt, dass die Anpassung der *Lomechusini* an *Formica* als primär, ihre Anpassung an andere Ameisengattungen als sekundär aufzufassen ist; erstere müssen wir für stammesgeschichtlich älter ansehen als letztere. Hieraus folgt weiter, dass wir die Gattung *Lomechusa*, welche einwirtig ist, indem ihre Arten bei je einer *Formica*-Art ihr ganzes Leben zubringen, für den ältesten Zweig der *Lomechusini* anzusehen haben, während die Gattungen *Atemeles* und *Xenodusa*, welche doppelwirtig sind, indem sie als Käfer den größten Teil ihres Lebens bei *Myrmica*, bezw. *Camponotus* zubringen und nur zur Fortpflanzungszeit bestimmte *Formica*-Arten aufsuchen, bei denen sie ihre Larven erziehen lassen, als jüngere Zweige desselben Stammes aufzufassen sind. Die Larvenerziehung dieser beiden Käfergattungen bei *Formica* ist gleichsam

1) Vgl. hierüber Biologie und Entwickelungstheorie, 2. Aufl., 9. Kap., besonders S. 219 ff., 230, 259 ff.

2) Biologie und Entwicklungstheorie, 9. Kap., S. 222—231; Zur Lebensweise von *Atemeles pratensoides*. Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiologie 1906, 1. u. 2. Heft.

eine stammesgeschichtliche Reminiszenz an die einwirtige Lebensweise ihrer Vorfahren bei jener Ameisengattung.

Hiernach müssen wir auch die Artenbildung innerhalb der Gattungen *Atemeles* und *Xenodusa* für relativ rezent halten im Vergleich zur Artenbildung innerhalb der Gattung *Lomechusa*. Hiermit stimmt auch die größere morphologische Variabilität der *Atemeles*- und *Xenodusa*-Arten im Vergleich zu den *Lomechusa*-Arten gut überein[1]). Auch die biologische Tatsache, dass *Lomechusa strumosa* gegenüber allen großen *Formica*-Arten unserer Fauna völlig „international" ist[2]), d. h. von allen freundschaftlich aufgenommen wird, während jede *Atemeles*-Art nur bei einer bestimmten *Formica*-Art oder Rasse Aufnahme findet, deutet an, dass die Artbildung bei *Lomechusa* viel älteren Datums ist als bei *Atemeles*.

Unter unseren mitteleuropäischen *Atemeles* gibt es ferner zwei Formen, welche im Vergleich zu den übrigen weitverbreiteten und häufigen Arten *(At. emarginatus, paradoxus, pubicollis)* sehr selten sind und nur ein sehr beschränktes Verbreitungsgebiet haben, obwohl ihre Larvenwirte (Sommerwirte)[3]) ebenso häufig und weitverbreitet sind, wie jene der übrigen *Atemeles*. Ich meine den *Atemeles pubicollis* Var. *Foreli,* der als Larvenwirt *Formica sanguinea* hat, und den *Atemeles pratensoides*, der als Larvenwirt *F. pratensis* hat. Da *F. sanguinea* als viel älteren Stammgast in Europa und den benachbarten Gebieten Asiens die *Lomechusa strumosa* besitzt, ist es begreiflich, weshalb bei dieser Ameise die spätere Anpassung einer *Atemeles*-Form, die viel weniger ergiebige Exsudatorgane besaß als *Lomechusa*, nur sehr schwer gelingen konnte.

---

1) Unter 100 Exemplaren von *Lomechusa strumosa* findet sich kaum eine bemerkenswerte Abweichung der Halsschildform vor. Bei *Atemeles emarginatus, paradoxus* und *pubicollis* ist dieselbe dagegen so variabel, dass unter 10 Exemplaren jeder Art nicht einmal 2 miteinander ganz übereinstimmen. Deshalb stellte ich früher auf Grund der Halsschildform eine Reihe von „Varietäten" jener Arten auf (Deutsch. Entomol. Zeitschr. 1887, I. Heft, S. 97—107). Noch größer scheint die Variabilität der nordamerikanischen *Xenodusa cava* zu sein.

2) Vgl. Die internationalen Beziehungen von *Lomechusa strumosa* (Biolog. Centralbl. XII, 1892, Nr. 18—21). Es sei jedoch hier beigefügt, dass die Internationalität von *Lomechusa* zunächst nur für die *Imago* gilt. Die Larven von *Lomechusa* werden nach meinen seitherigen Versuchen nur in fremden Kolonien von *F. sanguinea* regelmäßig adoptiert und erzogen, während sie bei *rufa, pratensis* und *truncicola* meist nur vorübergehend adoptiert und dann aufgefressen werden. Hieraus müssen wir folgern, dass die Sitte der *Formica*, die Larven von *Lomechusa* zu erziehen, phylogenetisch weit späteren Datums ist, als das echte Gastverhältnis der *Imago* zu jenen Ameisen. Dies schließt jedoch nicht aus, dass mit *Lomechusa* infizierte Kolonien von *F. rufa* und *pratensis* in freier Natur manchmal auch die Larven derselben erziehen bis zur Pseudogynenbildung. (Neue Bestätigungen der *Lomechusa*-Pseudogynentheorie in: Verh Deutsch. Zool. Gesellsch. 1902, S. 102.)

3) Die Käferwirte (Winterwirte) sind für alle *Atemeles* dieselben, nämlich die Rassen von *Myrmica rubra* L. Über diesen Saisondimorphismus in der Biologie von *Atemeles* siehe die oben zitierten Arbeiten.

Wir müssen nämlich annehmen, dass *Atemeles pubicollis* seine Speziescharaktere der Anpassung an *F. rufa* (seinen Larvenwirt) verdankt und dass die Var. *Foreli* dieses *Atemeles* erst später zu *F. sanguinea* überging und sich ihr in der Färbung anpasste. Es liegt hier somit eine auf relativ rezentem Wirtswechsel beruhende Varietätenbildung vor, durch welche die Var. *Foreli* des *At. pubicollis* entstand.

At. pratensoides, den ich 1903 in großer Anzahl bei Luxemburg entdeckte, ist bisher überhaupt nur von diesem einzigen Fundort bekannt. Er ist durch Anpassung an seinen Larvenwirt, *F. pratensis*, zu einer von den übrigen *Atemeles* sogar „spezifisch" verschiedenen Form geworden. Wir müssen annehmen, dass die örtliche Isolierung der betreffenden *pratensis*-Nester von den Nestern anderer *Formica*-Arten gerade hier die Entwickelung einer eigenen *Atemeles*-Art bei *F. pratensis* besonders begünstigt hat. Da *F. pratensis* allerorts ebenso häufig ist wie *F. rufa* und trotzdem den *Atemeles pratensoides* nur so selten besitzt, während *Atemeles pubicollis* bei *F. rufa* durch ganz Europa nicht selten ist, so handelt es sich bei *At. pratensoides* wahrscheinlich um eine relativ rezente Artenbildung, die durch besondere örtliche Verhältnisse begünstigt wurde.

Am 27. April 1905 fand ich bei Luxemburg in einem Neste von *Myrmica ruginodis* eine durch ganz schwarzbraune Färbung ausgezeichnete Varietät des *Atemeles paradoxus*, die ich als Var. *nigricans* beschrieb[1]). Da *F. rufibarbis* der Larvenwirt des *At. paradoxus* ist, und da in der Nachbarschaft jenes *Myrmica*-Nestes mehrere Nester von sehr dunkel gefärbten *F. rufibarbis* Var. *fusco-rufibarbis* sich befanden, liegt die Annahme nahe, dass die Var. *nigricans* des *paradoxus* aus einer rezenten Anpassung an die Lebensweise bei *F. fusco-rufibarbis* hervorgegangen sei. In demselben *Myrmica*-Neste fand sich jedoch zugleich auch ein *paradoxus* von normaler Färbung vor zugleich mit einigen *At. emarginatus*. Da die *Atemeles*, von verschiedenen *Formica*-Arten oder Rassen kommend, oft in denselben *Myrmica*-Nestern zusammentreffen, lässt sich natürlich nicht mehr feststellen, ob die Var. *nigricans* des *At. paradoxus* in dem nämlichen *Formica*-Neste mit der Normalform des *paradoxus* erzogen worden war oder nicht. Weitere Funde müssen deshalb erst darüber Aufschluss geben, ob wir in jener Var. *nigricans* wirklich eine neue Anpassungsform an *F. rufibarbis* Var. *fusco-rufibarbis* zu sehen haben.

Wir hätten also bei den *Atemeles* folgende drei Anpassungsetappen zu unterscheiden.

a) Die älteste Anpassung ihrer Vorfahren an das echte Gast-

1) Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiol. 1906, 1. Heft.

verhältnis bei *Formica*. Durch diese Anpassung ist die ganze Gruppe der *Lomechusini* ursprünglich monophyletisch entstanden; sie erfolgte vor der Differenzierung der heutigen Gattungen *Lomechusa*, *Atemeles*, *Xenodusa*.

b) Eine jüngere Anpassung an *Myrmica*, durch welche die Gattung *Atemeles* entstand. Durch diese sekundäre Anpassung differenzierten sich die drei Gattungen der *Lomechusini*: zu echten *Lomechusa* wurden die bei *Formica* dauernd verbleibenden einwirtigen Formen, zu *Atemeles* wurden die zu *Myrmica* als sekundären Wirten übergehenden doppelwirtigen Formen, zu *Xenodusa* wurden die zu *Camponotus* als sekundären Wirten übergehenden Formen.

c) Eine allerjüngste Anpassung, durch welche innerhalb der Gattung *Atemeles* die Differenzierung der heutigen Arten und Rassen sich vollzog, indem dieselben neben ihrer gemeinschaftlichen Anpassung an *Myrmica* noch besondere Anpassungen an bestimmte *Formica*-Arten oder Rassen ausbildeten. Dieser letzte Anpassungsprozess scheint auch heute noch nicht vollständig abgeschlossen zu sein, wenigstens nicht für alle betreffenden Formen. Ähnliches gilt wahrscheinlich auch für die *Xenodusa* Nordamerikas.

3. Zur Umbildung von Dorylinengästen in Termitengäste.

In den letzten Jahren ist unsere systematische und biologische Kenntnis der Gäste der Wanderameisen (Dorylinen) einerseits und der Gäste der Termiten andererseits sehr bereichert worden durch eifrige Forschungen in den Tropen. Eines der interessantesten Ergebnisse jener Forschungen ist wohl die Entdeckung, dass gewisse Termitengäste erst in relativ rezenter Zeit von der dorylophilen zur termitophilen Lebensweise übergegangen sind.

Die betreffenden Beispiele für die Umwandlung von Ameisengästen in Termitengäste stammen aus einer Unterfamilie der Staphyliniden, welche Fauvel nach der ältesten beschriebenen Gattung derselben als *Pygostenini* benannt hat. Die *Pygostenini* gehören nach ihrer gemeinsamen morphologischen Eigentümlichkeit zum Trutztypus der Dorylinengäste. Sie sind durch ihre keilförmige Körpergestalt, durch die eigentümliche Bildung der Hinterleibspitze und namentlich auch durch die enggeschlossenen, horn- oder spindelförmigen Fühler ausgezeichnet, deren erstes Glied tonnenförmig ausgehöhlt ist und als Gelenkpfanne für den übrigen Teil des Fühlers dient. Ihre konische Körpergestalt zugleich mit der Kürze ihrer Extremitäten macht sie für die Kiefer ihrer wilden Wirte weniger leicht angreifbar. Auch die Kürze und die konisch zugespitzte Form der Fühler ist ein Merkmal des Trutztypus, während die eigenartige Bildung des ersten Fühlergliedes die Beweglichkeit

der Fühler erhöht und dadurch einen biologisch wichtigen Ersatz für die Verkürzung dieser Organe bietet.

Unter den Gattungen der *Pygostenini*, welche sämtlich Begleiter von afrikanischen und indischen Wanderameisen sind, umfassen *Pygostenus* Kr. und *Doryloxenus* Wasm. die zahlreichsten Arten. In diesen beiden Gattungen finden sich auch die erwähnten interessanten Beispiele der Umwandlung einiger Arten aus Ameisengästen in Termitengäste, und zwar bei *Doryloxenus* in Ostindien, bei *Pygostenus* neuerdings in Afrika.

Für zwei ostindische *Doryloxenus*-Arten (*transfuga* und *termitophilus* Wasm.) konnte ich bereits vor zwei Jahren zeigen[1]), dass wir für ihre Lebensweise bei Termiten sowie für die morphologischen Unterschiede, durch die sie von den übrigen, bei Dorylinen lebenden Arten derselben Gattung abweichen, keine andere natürliche Erklärung haben als die, dass sie in relativ rezenter Zeit — wahrscheinlich erst während der Diluvialzeit — aus der Gesellschaft der Ameisen in jene der Termiten übergegangen sind. Auch die äußere Veranlassung zu jenem Übergang lässt sich mit großer Wahrscheinlichkeit angeben: Die *Doryloxenus* pflegen als Reiter auf den räuberischen Dorylinen zu sitzen und sie auf ihren Raubzügen zu begleiten, welche besonders häufig gegen Termitennester sich richten; bei Gelegenheit eines solchen Überfalls wurden in den engen Gängen des Termitennestes die kleinen Reiter von dem Körper ihrer Wirte abgestreift und blieben im Termitenneste zurück, wo sie sich zu Termitengästen umbildeten. Unter Beibehaltung der alten Gattungscharaktere, welche — wie die völlige Umbildung der Tarsen zu Haftorganen — noch an die frühere dorylophile Lebensweise erinnern, haben sie neue spezifische Charaktere erworben, durch die sie gewissen viel älteren Termitengästen des Trutztypus aus derselben Coleopterenfamilie sich nähern: die Skulptur wird glänzend, die Behaarungsweise ändert sich und der Kopf beginnt auf der Unterseite des Körpers hinabzurücken.

Denken wir uns diesen Umbildungsprozess weiter fortgesetzt, so gelangen wir schließlich zu der termitophilen Gattung *Discoxenus* Ostindiens und von dieser endlich zu der indisch-afrikanischen Gattung *Termitodiscus* (Termitenscheibchen), welche den vollkommensten Trutztypus der termitophilen Aleocharinen-Verwandten darstellt. Der Gedanke liegt daher nahe, auch die beiden letzteren Gattungen hypothetisch abzuleiten von ehemaligen Dorylinengästen, die vor viel längerer Zeit aus der Gesellschaft der Wanderameisen in diejenige der Termiten übergegangen seien. Es kann sich hier jedoch, wie ich bereits

1) Zur Kenntnis der Gäste der Treiberameisen etc. Zool. Jahrb. Festschr. f. Weismann. 1904, S. 611—682, mit 3 Taf., S. 651 ff.; Die phylogenetische Umbildung ostindischer Ameisengäste in Termitengäste. C.R. VI. Congr. Int. Zool. p. 436—448 mit 1 Taf.; Biologie und Entwickelungstheorie. 2. Aufl., Kap. 9, S. 238—245.

1904 zeigte, nicht um einen einzigen realen Entwickelungsprozess handeln, sondern nur um drei verschiedene, ähnlich verlaufende Entwickelungsreihen, deren jüngste zu den heutigen termitophilen *Doryloxenus* Ostindiens führte, die etwas ältere zu den heutigen ostindischen *Discoxenus* und die allerälteste zu den heutigen indisch-afrikanischen *Termitodiscus*.

Außer anderen Gründen war es namentlich die Tarsenbildung jener drei Gattungen, welche die Aufstellung jener drei getrennten Entwickelungsreihen forderte: Denn die heutigen *Doryloxenus* — auch die termitophilen Arten — haben vollkommen rudimentäre Tarsen, die zu Haftorganen umgebildet sind, um die kleinen Reiter auf dem Rücken der Wanderameisen festzuhalten. Die Gattungen *Discoxenus* und *Termitodiscus* haben dagegen normale Tarsen. Eine Rückkehr zur ursprünglichen Tarsenbildung ist aber phylogenetisch sehr unwahrscheinlich. Daher bemerkte ich schon 1904, die beiden älteren Entwickelungsreihen, welche zu den heutigen *Discoxenus* und *Termitodiscus* führten, müssten ihren Ausgangspunkt von „*Doryloxenus*-Verwandten" genommen haben, die noch normale Tarsen besaßen.

Diese hypothetische Kombination hat nun durch neue Entdeckungen im tropischen Westafrika eine greifbare Stütze gewonnen. Unter den Termitengästen, welche E. Luja am unteren Kongo (bei Sankuru, Süd-Kassai) 1904—1905 sammelte und mir zusandte, findet sich eine neue kleine termitophile Art der Gattung *Pygostenus*, welche gleich den zahlreichen dorylophilen Arten desselben Genus normale Tarsen besitzt. Sie lebt in den pilzförmigen Bauten von „*Eutermes*" (*Cubitermes* Wasm.[1]) *fungifaber* Sjöst. Ferner sandte mir Fauvel unter den von Escalera am Cabo San Juan (Gabun) gefundenen Staphyliniden ebenfalls eine neue kleine *Pygostenus*-Art zur Ansicht, welche der von Luja am Kongo entdeckten sehr nahe steht. Biologische Angaben fehlen bei der Fauvel'schen Art. Dass sie bei Termiten lebt, und zwar bei derselben Wirtsart wie der von Luja am Kongo entdeckte termitophile *Pygostenus*, ist jedoch sehr wahrscheinlich; denn unter den Escalera'schen Staphyliniden findet sich auch eine Art der Gattung *Termitusa* Wasm. (*T. Esca-*

1) Ich gebe hier die kurze Diagnose dieser neuen Termitengattung, deren Typus *Termes bilobatus* Havil. bildet. Sie steht den Gattungen *Capritermes* und *Mirotermes* Wasm. nahe. *Cubitermes* n. g. Soldat mit großem, hohen, von oben und seitlich fast rechteckigem oder würfelförmigem Kopfe (daher *Cubitermes*). Vorderteil der Stirn steil abfallend, mit einem, von einem Borstenkranze umgebenen Fontanellpunkte. Oberkiefer schmal säbelförmig, etwas kürzer als der Kopf. Oberlippe gabelförmig (tief zweispaltig). Fühler meist 15-gliedrig. Arbeiter mit weißem, viel kleinerem Kopf als bei *Eutermes*, Epistom sehr stark gewölbt. Fühler meist 15-gliedrig. *Imago alata* kaum größer als der Soldat, meist dunkel gefärbt und dicht behaart mit rauchfarbigen Flügeln. Auf der Stirn ein kleiner Fontanellpunkt Fühler 15—16-gliedrig. Nähere Diagnose später. 7 Arten aus Afrika liegen mir vor, darunter 3 neue.

lerae Fauv.), deren Wirt nach Luja's Funden am Kongo ebenfalls *Cubitermes fungifaber* ist.

In einer größeren Arbeit über neue afrikanische Termitophilen werde ich die nähere Diagnose des *Pygostenus termitophilus* vom Kongo geben. Hier sei Folgendes zu der Charakteristik dieser neuen Art bemerkt. Sie ist nur 2,5 mm lang und kaum 0,8 mm breit, bedeutend kleiner als die meisten dorylophilen Arten; namentsich ist sie relativ schmaler als diese. Ihre Fühler sind länger, den Hinterrand des Halsschildes bedeutend überragend. Die Oberseite des gelbbraunen, auf Kopf und Flügeldecken etwas dunkleren Körpers ist stark glänzend, und zwar nicht bloß auf dem Vorderkörper, sondern auch auf dem Hinterleib, der bei den dorylophilen Arten durch dichte Strichelung stets matt, oder fast matt ist; nur auf der hinteren Hälfte des Abdomens zeigt sich bei *D. termitophilus* eine äußerst feine Strichelung. Die Oberseite ist völlig unbehaart, mit Ausnahme der Randborsten und Spitzenborsten des Hinterleibs, während bei den dorylophilen Arten wenigstens der Hinterleib dorsale Querreihen von Borsten und eine feine anliegende Behaarung trägt. Der Kopf ist stärker gewölbt als bei den letzteren.

Sehr ähnlich mit *Pyg. termitophilus* ist der andere, von Escalera in Gabun entdeckte *P. infimus* Fauv. der wahrscheinlich ebenfalls termitophil ist und von Fauvel beschrieben werden wird. Er ist noch kleiner und schmaler als dieser (1,4 mm lang und kaum 0,5 mm breit) und etwas dunkler gefärbt.

Vergleichen wir nun diese beiden termitophilen *Pygostenus* Afrikas mit den beiden termitophilen *Doryloxenus* Ostindiens, so ergibt sich Folgendes. Erstere sind von den dorylophilen Arten der nämlichen Gattung etwas weniger weit abgewichen als letztere. Der Kopf ist bei ihnen nicht vorn tief eingedrückt, sondern nur stärker gewölbt als bei den dorylophilen *Pygostenus* während die termitophilen *Doryloxenus* gerade hauptsächlich in der Kopfbildung von ihren dorylophilen Gattungsgenossen sich unterscheiden. Die Aenderungen in der Skulptur und Behaarung des Körpers bewegen sich jedoch in derselben Richtung bei den termitophilen Arten beider Gattungen: die Körperoberfläche wird glatt und stark glänzend, die anliegende Behaarung schwindet vollständig und die abstehenden Borsten beschränken sich auf die Seiten und die Spitze des Hinterleibes.

Wie haben wir uns also die beiden termitophilen *Pygostenus*-Arten Afrikas stammesgeschichtlich zu erklären? Dass sie gleich den weit zahlreicheren dorylophilen Arten derselben Gattung ehemals Dorylinengäste waren, ist nicht zu bezweifeln; denn die Gattungsmerkmale, die zum Trutztypus der Dorylinengäste gehören, sind dieselben wie bei den Wanderameisengästen des nämlichen Genus. Wir

können unmöglich annehmen, dass diese Gattungsmerkmale bei den termitophilen Arten unabhängig von der dorylophilen Lebensweise entstanden seien; also bleibt nur die Annahme übrig, dass die betreffenden jetzt termitophilen *Pygostenus* früher ebenfalls bei Wanderameisen gelebt haben und erst in rezenter Zeit zu den Termiten übergegangen seien. Da ihre Unterschiede von den dorylophilen *Pygostenus* etwas geringer sind als die zwischen den termitophilen und den dorylophilen *Doryloxenus* bestehenden Unterschiede, dürfen wir ferner annehmen, dass bei jenen *Pygostenus* der Übergang zur termilophilen Lebensweise vielleicht in noch rezenterer Zeit stattgefunden habe als bei den ostindischen *Doryloxenus*.

Die äußere Veranlassung, welche die afrikanischen *Pygostenus* aus der Gesellschaft der Dorylinen in jene der Termiten führte, dürfte etwas verschieden gewesen sein von den Faktoren, welche in Ostindien den rezenten Übergang von *Doryloxenus*-Arten zur termitophilen Lebensweise vermittelt haben. In Ostindien sind schon während der Diluvialzeit die oberirdisch jagenden Dorylinen verschwunden, und dieser Wechsel in der Lebensweise der Wirte wird auch für den Wechsel in der Lebensweise der Gäste ein wichtiges Moment gewesen sein. Im tropischen Afrika sind aber heute noch die oberirdisch wandernden *Dorylus* (subg. *Anomma*) in massenhafter Individuenzahl vertreten; also fällt jener Grund des Wirtswechsels für die afrikanischen Dorylinengäste fort. Ferner ist hier die Verschiedenheit der Lebensweise bei *Doryloxenus* und *Pygostenus* zu berücksichtigen. Erstere sitzen gewöhnlich als Reiter auf dem Hinterleib ihrer Wirte und können deshalb bei den häufigen Überfällen, welche die Wanderameisen gegen Termitennester unternehmen, leicht in die Gänge der Termitenbauten gelangen und dort abgestreift werden. Die *Pygostenus* sind dagegen nach den Beobachtungen von P. Kohl gewandte Läufer, welche zu Fuß die Heere der Treiberameisen begleiten. Allerdings haben auch sie nach meinen mikroskopischen Untersuchungen Hafthaare an den Vorderfüßen[1]). Namentlich die kleineren Arten sind also gelegentlich auch imstande, an dem Rücken ihrer Wirte sich festzuhalten und so weiter befördert zu werden; aber ihre gewöhnliche Bewegungsweise ist es nicht. Die *Pygostenus* können also auch auf andere Weise in die Gesellschaft der Termiten gelangt sein als die *Dorylorenus*; entweder dadurch, dass sie bei einem räuberischen Überfalle eines Termitennestes in den Gängen desselben sich verirrten, oder auch dadurch, dass sie auf dem Marsche der Treiberameisen durch einen Zufall von ihren Wirten getrennt wurden. Wenn sie letztere nicht wiederfanden, so mussten sie eben anderswo einen Schlupf-

1) Zur Kenntnis der Gäste der Treiberameisen etc. S. 645—646.

winkel suchen, und diesen fanden sie am leichtesten in den Bauten einer häufigen Termitenart, deren Kiefer ihnen nicht so gefährlich werden konnten, wie diejenigen fremder Ameisen. In diesem Falle kann also ebensogut die unstete Lebensweise der Dorylinen als ihre Sitte, Termitennester zu berauben, die Veranlassung dazu gewesen sein, dass *Pygostenus*-Arten in die Gesellschaft von Termiten übergegangen sind.

Fassen wir nun das Ergebnis unserer Untersuchung über den Übergang von Dorylinengästen zur termitophilen Lebensweise kurz zusammen. Wir haben anzunehmen:

I. Zwei rezente Übergangsperioden, welche auf Grund der Tatsachen als sehr wahrscheinlich, ja als nahezu sicher bezeichnet werden dürfen, und zwar:

a) Den Übergang von echten *Pygostenus*-Arten zur termitophilen Lebensweise im tropischen Afrika in allerjüngster Zeit (erst nach der Diluvialzeit?).

b) Den Übergang von echten *Doryloxenus*-Arten zur termitophilen Lebensweise in Ostindien in etwas früherer Zeit (während der Diluvialzeit?).

II. Zwei ältere Übergangsperioden, auf welche wir nur nach Analogie mit den beiden rezenten schließen können, und welche daher einen mehr hypothetischen Charakter tragen:

a) Einen Übergang von *Pygostenini*-ähnlichen Formen zur termitophilen Lebensweise in Ostindien, wodurch die heutige ostindische Gattung *Discoxenus* entsand (am Ende der Tertiärzeit?).

b) Einen Übergang von *Pygostenini*-ähnlichen Formen zur termitophilen Lebensweise auf dem noch vereinigten indisch-afrikanischen Kontinent, wodurch die heutige indisch-afrikanische Gattung *Termitodiscus* entstand (in der Mitte der Tertiärzeit?).

Weitere Forschungen über die Dorylinengäste und Termitengäste Ostindiens werden uns vielleicht noch andere interessante Überraschungen bringen, welche wie die oben erwähnten von hohem stammesgeschichtlichem Interesse sind für die Entwickelung der Ameisengäste und Termitengäste. Nach den hier mitgeteilten Entdeckungen über die termitophilen *Doryloxenus* Ostindiens und über die termitophilen *Pygostenus* Afrikas wird man den anfangs so kühn erscheinenden Gedanken einer „historischen Umwandlung von Ameisengästen in Termitengäste“ wohl nicht mehr als vage Hypothese bezeichnen dürfen.

4. Einige allgemeinere Bemerkungen zur Entwickelungstheorie.

Im obigen werden einige Beispiele „rezenter Artenbildung“ aus meinem wissenschaftlichen Spezialgebiete angeführt. Ferner sind auch in meinem bereits erwähnten Buche „Die moderne Biologie und die Entwickelungstheorie“ (im 9. Kapitel der 1904 erschienenen

Auflage) eine Reihe von neuen Beweisen für die Entwickelungstheorie aus der vergleichenden Morphologie und Biologie der Ameisengäste und Termitengäste zusammengestellt. Während einige Kritiker jenes Buches darin einen Vorzug sahen, dass ich dies von der Entwickelungstheorie bisher noch nicht behandelte Gebiet als Beweismaterial wählte, haben andere daraus gegen mich einen Vorwurf gemacht, dass ich die Entwickelungstheorie nur innerhalb meines Spezialgebietes anerkannt und die übrigen bereits bekannten Beweismomente vernachlässigt hätte. So beispielsweise F. v. Wagner in einer Besprechung im „Zoologischen Centralblatt" 1905, Nr. 22, S. 691—699.

Dieser Vorwurf ist ebenso kurzsichtig wie ungerecht. Es war, wie in jenem Buche wiederholt betont wurde, nicht meine Absicht gewesen, ein „Lehrbuch der Deszendenztheorie" zu schreiben. Die hauptsächlichen Beweisquellen aus der Paläontogie, der vergleichenden Morphologie und Entwickelungsgeschichte sind übrigens sowohl im 8. als im 9. Kapitel jenes Buches gelegentlich hervorgehoben worden. Es ist ferner völlig unbegreiflich, wie ein Rezensent, der das 8. Kapitel („Gedanken zur Entwickelungslehre") überhaupt gelesen, im Ernste behaupten kann, ich hätte die Entwickelungstheorie nur „innerhalb meines Spezialgebietes" als berechtigt anerkannt. Man vergleiche z. B. den Abschnitt S. 179—185 „Die Entwickelungstheorie im Lichte der copernikanischen Weltanschauung." Dass ich bloß die aus meinem Spezialgebiet entnommenen Beispiele eingehender ausführte, hatte seinen Grund darin, dass das Buch an erster Stelle für jene konservativ gesinnten Kreise geschrieben worden war, welche gegen die landläufigen Beweise für die Deszendenztheorie sowohl durch die Haeckel'schen Stammbäume als durch Fleischmann's Kritik jener phylogenetischen Spekulationen in hohem Grade misstrauisch gemacht worden waren. Daher war es psychologisch notwendig, das Thema auf neuer, selbständiger Grundlage zu behandeln.

Meine Stellung zur Entwickelungstheorie steht in der Mitte zwischen jenen beiden Extremen, welche durch Fleischmann und die Konstanztheoretiker einerseits und durch die Deszendenzfanatiker andererseits bezeichnet werden. Fleischmann beging schon in den ersten Kapiteln seines Buches den Fehler, dass er den Nachweis der Stammesverwandtschaft zwischen den großen Organisationstypen des Tierreichs als einen wesentlichen Punkt der Deszendenztheorie hinstellte (z. B. S. 33). Da aber dieser Nachweis bisher nicht gelungen ist, will Fleischmann die ganze Theorie verwerfen. Zu letzterem Zwecke hätte er vielmehr zeigen müssen, dass auch alle Versuche, innerhalb engerer Formenkreise eine Entwickelung der Arten zu beweisen, ebenso unhaltbar seien; dieser Teil seiner Argumentation ist aber sehr unvollständig und umfasst nur die

Kritik einiger weniger Beispiele. Auch ist die von Fleischmann (S. 4, 33 etc.) von Darwin's „Entstehung der Arten" gegebene Darstellung nicht zutreffend, aus der man schließen müsste, der Hauptgegenstand jenes Werkes sei der Nachweis einer Stammesverwandtschaft der Kreise des Tierreiches untereinander gewesen. Darwin's erwähntes Werk befasst sich vielmehr mit der Entstehung der Arten und sucht für die systematisch nahe verwandten Formen eine phylogenetische Erklärung zu bieten. Das Problem der Ableitung sämtlicher Organisationstypen des Tierreichs von einer oder wenigen Urformen berührt er nur nebenbei und in ganz unbestimmter Fassung. Das letztere Problem gehört daher nicht zum Wesen der Deszendenztheorie.

Was gehört also eigentlich zum Wesen der Entwickelungstheorie als naturwissenschaftlicher Hypothese und Theorie? Zu ihrem Wesen gehört, dass sie die absolute Konstanz der systematischen Arten aufgibt und an deren Stelle die stammesgeschichtliche Entwickelung der Arten innerhalb bestimmter (einfacher oder verzweigter) Formenreihen setzt, soweit solche Formenreihen bisher mit genügender Zuverlässigkeit nachweisbar sind. Zum Wesen der Entwickelungstheorie gehört also keineswegs, dass sie eine einstammige Entwickelung des ganzen Tierreichs oder Pflanzenreichs nachzuweisen vermöge. Sie wird gerade so gut Entwickelungstheorie bleiben, wenn sie für eine vielstammige Entwickelung beider Reiche sich entscheidet. Noch viel weniger aber gehört es zum Wesen der Entwickelungstheorie, dass sie die erste Entstehung der Organismen durch „Urzeugung" erkläre; denn der Ursprung des Lebens ist eine über das naturwissenschaftliche Gebiet hinausliegende, zur Naturphilosophie gehörige Frage, die also nicht zum Gegenstand der Entwickelungslehre als naturwissenschaftlicher Hypothese und Theorie gerechnet werden darf.

Das ist mein Standpunkt, den ich auch in dem erwähnten Buche „Biologie und Entwickelungstheorie" vertrat. Dieselben Bemerkungen, die ich im obigen gegen Fleischmann anführte, gelten aber noch in erhöhtem Maße gegenüber jenen extremen Vertretern der Deszendenztheorie, welche wie F. v. Wagner und andere monistische Rezensenten heftige Angriffe gegen mein Buch gerichtet haben, weil ich die Entwickelungstheorie nicht „in ihrem ganzen Umfange" anerkennen wolle. Wenn man unter diesem „ganzen Umfange" der Entwickelungstheorie ihre Verquickung mit einer monistischen Weltauffassung versteht, — dann stehe ich allerdings nicht auf dem Boden der Entwickelungstheorie. Aber diese „monistische" Entwickelungslehre ist keine naturwissenschaftliche Theorie, sondern ein aprioristisches Lehrgebäude, das auf keine naturwissenschaftliche Begründung Anspruch

erheben kann und deshalb auch nicht im Namen der Naturwissenschaft sich Anerkennung erzwingen sollte.

Mit einem großen Teile der heutigen Zoologen und Botaniker, namentlich aber der heutigen Paläontologen, unter denen ich besonders Koken und Steinmann nenne, neige ich zu der Ansicht, dass für den gegenwärtigen Stand unseres Wissens die Annahme einer polyphyletischen Entwickelung sowohl des Tier- wie des Pflanzenreiches weit größere Wahrscheinlichkeit besitzt, als die Annahme einer monophyletischen Entwickelung aus einer einzigen „Urzelle", die sich schließlich nur als ein schöner Traum herausgestellt hat. Da es sich nun in meinem obenerwähnten Buche, das, wie Emery und andere objektiv urteilende Kritiker richtig hervorgehoben haben, an erster Stelle für christlich gläubige Kreise geschrieben war, vor allem darum handelte, die Vereinbarkeit der Entwickelungslehre als naturwissenschaftlicher Hypothese und Theorie mit der christlichen Weltauffassung darzulegen, bezeichnete ich die stammesgeschichtlichen Reihen oder „Stämme" der Entwickelungstheorie mit dem neuen Namen „natürliche Arten" und stellte den Satz auf: Es gibt so viele natürliche Arten, als es ursprünglich verschiedene Stammformen oder Prototypen gab. Wie groß oder wie klein die Zahl dieser natürlichen Arten oder Stammesreihen sei, welchen systematischen Umfang wir jeder derselben zuzuschreiben haben, wie die ursprünglichen Stammformen beschaffen waren, welche Ursachen ferner die Stammesentwickelung im einzelnen geleitet haben — das habe ich ausdrücklich und wiederholt als Fragen bezeichnet, an deren Lösung die entwickelungstheoretische Forschung der Zukunft ruhig weiterarbeiten solle.

Die Schöpfungstheorie, welche die ersten Organismen zwar aus der anorganischen Materie, aber unter Mitwirkung einer höheren Gesetzmäßigkeit entstehen lässt, bildet also gar keinen Gegensatz zur Entwickelungstheorie, insofern diese eine naturwissenschaftliche Hypothese und Theorie ist; denn der erste Ursprung des Lebens liegt bereits außerhalb des Bereiches dieser Theorie und wird von ihr als gegeben vorausgesetzt.

Gegen diese meine Auffassung haben sowohl F. v. Wagner als auch andere meiner monistischen Rezensenten lebhaften Widerspruch erhoben, aber nicht auf naturwissenschaftliche Gründe hin, sondern auf monistische. Da die sachlichen Gründe zur Bekämpfung nicht ausreichten, haben sie ferner den obigen Begriff der natürlichen Art zu verdrehen und zu entstellen gesucht (Forel). Besonders eifrig hat v. Wagner nach „theologischen Tendenzen" in meinem Buche gesucht, um den Mangel an Objektivität desselben nachzuweisen; dass er selber hierbei von „monistischen Tendenzen" geleitet wurde, scheint ihm entgangen zu sein. Es macht in der Tat einen merkwürdigen Eindruck, wenn die neun Seiten lange

Besprechung meines Buches im zoologischen Centralblatt durch F. v. Wagner in den Satz ausklingt: „Es ist eben immer derselbe Missklang, wenn die Wissenschaft nur auf der Zunge liegt und nicht im Herzen (sic) sitzt[1]). Diese Ausdrucksweise war zwar etwas höflicher als jene Ernst Haeckel's, der meine Stellung zur Entwickelungstheorie vom „jesuistischen Lügengeiste" inspiriert sein lässt, aber „objektiv" war sie ebensowenig wie letztere.

Untersuchungen über die Veränderung der Schuppenfarben und der Schuppenformen während der Puppenentwickelung von Papilio podalirius. — Die Veränderung der Schuppenformen durch äufsere Einflüsse.

Von Maria Gräfin v. Linden in Bonn.

Die Schuppen der Schmetterlinge sind, wie bekannt, nicht nur in ihrer Farbe, sondern auch in ihrer Gestalt und ihrer Größe sehr veränderlich. Die Formverschiedenheiten der Schmetterlingsschuppen wurden zum erstenmal von Kettelhoit[2]) in eingehender Weise studiert und aus ihrem Verhalten Anhaltspunkte für die Systematik der Schmetterlinge abgeleitet. Kettelhoit stellte fest, dass der Typus der Schuppe durch den Verlauf der Seitenränder und namentlich durch das Vorkommen oder Fehlen des Ausschnittes an der Basis der Schuppe, des sogen. Sinus, bestimmt wird. Er fand z. B., dass die Schuppen der meisten Nachtfalter sinuslos waren, oder keinen Ausschnitt besaßen, während die von ihm untersuchten Schuppen der Tagfalter in der Regel durch einen größeren oder kleineren Sinus ausgezeichnet waren. 18 Jahre später machte es sich Schneider zur Aufgabe, zu untersuchen, wie sich die Schuppen der verschiedenen Flügel- und Körperteile zueinander verhalten.

Schneider[3]) gelangte dabei zu folgenden allgemeineren Ergebnissen: 1. „Die Schuppen sind am Leib des Schmetterlings am stärksten entwickelt mit den bedeutendsten Processus, bei Rhopaloceren mit kleinstem, oft ganz fehlendem Sinus, sinken auf den Wurzelfeldern schon an Größe, auf den Mittelfeldern noch mehr und werden auf den Randfeldern am kleinsten bei Rhopaloceren und den wenigen Heteroceren mit bedeutendstem Sinus, allgemein mit abnehmendem Processus. Mit steigender Hervorbildung des Processus sinkt also die Größe des Sinus, mit steigender Hervorbildung des Sinus, die der Processus, ein Gesetz, das sich auch auf die Verhältnisse der Heterocerenschuppen zu den Rhopalocerenschuppen anwenden lässt.

2. Die freien Randschuppen sind immer sehr lang und dünn, mit einigen sehr spitzen Processus und stets fehlendem Sinus und schließen sich entweder unmittelbar

1) Ist im Originale durch Sperrdruck hervorgehoben.

2) Kettelhoit, De squamis Lepidopterorum. Dissert. Bonnae 1860.

3) Schneider, Die Schuppen an den verschiedenen Flügel- und Körperteilen der Lepidopteren. Zeitschr. f. d. gesamt. Naturwissenschaften 1878, Bd. III.

an die typischen Randfelderschuppen an oder werden durch einige Lagen schmäler werdender Übergangsschuppen aus diesen vermittelt.

3. Die Cellula suprema — das Haftfeld — der Hinterflügel zeigt die eigentümlichen asymmetrischen Schuppen bei Rhopaloceren schief genagelt, bei Heteroceren schief gerandet, die dann in symmetrische aber noch fortsatzlose Schuppen übergehen, welch letztere sich auf der Area basalis immer, auf der Area intima teilweise erhalten; diese gehen dann auf der Area media wieder in normale Schuppen über, die sich auf die Area limbalis völlig wie die der Vorderflügel stellen.

4. Die Schuppen der unteren Seite sind gegen die der oberen kräftiger entwickelt, sowohl was allgemeines Volumen als auch Größe der Processus betrifft.

5. Die asymmetrischen Schuppen der Cellula suprema der Hinterflügel, obere Seite, setzen sich auf die untere Seite der Vorderflügel, soweit diese die Cellula suprema decken, fort, gehen dann in den darüber liegenden Cellulis wieder in symmetrische Schuppen ohne Processus über, die sich endlich in den Cellulis marginis anterioris, wie auch nach der Area media und der limbalis zu wieder in die typischen Schuppen umgestalten.

6. Die Cellula suprema der Vorderflügel zeigt meistenteils durch Größe und Processus ausgezeichnete Schuppen.

7. Die Thoraxschuppen werden repräsentiert bei den Rhopaloceren erstlich durch die kleinen stark schwarz pigmentierten, zweitens durch die sehr unregelmäßig gebildeten, mit besonderen scharfspitzigen Processus versehenen Schuppen mit oft fehlendem Sinus und von schwankender, verhältnismäßig unbedeutender Größe; bei den Heteroceren sind die Thoraxschuppen ebenfalls durch sehr bedeutende Processus, zugleich aber durch die allgemeine Größe ausgezeichnet, worin sie die Schuppen aller übrigen Körperteile übertreffen. Die größten aller beobachteten Schuppen waren Thoraxschuppen von Heteroceren.

8. An den Füßen zeigen die Schuppen des Femur gegen die der Tibia eine kräftigere Ausbildung, welches Verhältnis bei den Rhopaloceren konstant, bei den Heteroceren allerdings nicht immer mit Sicherheit zu erkennen ist. Die anormalen Schuppen glasheller Stellen, sowie Tüpfel und Federbuschschuppen sind aus dem Kreise der Gesetzmäßigkeiten ausgeschlossen, ebenso natürlich der Ausnahmsfall, wo die Beschuppung ganz fehlt. Schließlich sind als verschiedene Arten von Schuppenbekleidung auf Glasstellen folgende zu erwähnen:

a) Sehr kleine aber wohl pigmentierte Schuppen stehen sporadisch dünn verstreut (Eryciniden, Heliconiden), oder haarartige Gebilde (exotische Saturniden).

b) Ziemlich große, regelmäßige, aber pigmentlose Schuppen, ohne Processus stehen dicht, wie auf anderen Teilen des Körpers (Hesperiden).

c) Die glashellen Felder entbehren der Schuppen überhaupt (Sesioideen)."

Aus dieser Zusammenstellung Schneider's ersehen wir, dass die Schuppenform nicht nur bei verschiedenen Arten sehr variabel ist, sondern dass auch die verschiedenen Stellen der Körperbedeckung abweichend gestaltete Schuppen tragen. Über die Ursache dieser auffallenden Formverschiedenheit der Schmetterlingsschuppen geben uns die bisherigen Untersuchungen keinen Aufschluss, sie lehren uns auch nicht, ob diese Organe schon bei ihrer Bildung gewisse Formeigentümlichkeiten zeigen, oder ob sie sich, ursprünglich gleich gestaltet, erst später differenzieren. Die vorliegende Studie soll nun zur Lösung dieser zweiten Frage einen Beitrag liefern und auch über die die Schuppenform bedingenden Momente, soweit als es auf Grund von Experimenten heute schon möglich ist, einiges aussagen. Gleichzeitig werden die Färbungsphänomene der Schuppen beim Segelfalter in ihrer ontogenetischen Entwickelung eingehender besprochen.

Um die Ontogenese der verschiedengefärbten Flügelschuppen des Segelfalters einwandsfrei verfolgen zu können, um zu bestimmen, welchen Veränderungen die Flügelschuppen im Laufe der Puppenentwickelung unterworfen sind, war es in erster Linie geboten, die zum Vergleich zu verschiedenen Zeiten konservierten Schüppchen stets einem und demselben Flügelbezirk zu entnehmen; denn die Schneider'schen Ergebnisse haben ja gezeigt, wie sehr die Form von dem Standort der Schuppen abhängig ist.

Ich untersuchte die gelben Schuppen der Grundfarbe, die Schuppen der dunkeln Binden und die orangegelben und blauen Schuppen der Prachtzeichnung an der Unterseite des Hinterflügels von *Papilio podalirius*. Die Schuppen der Grundfarbe entnahm ich dem Mittelfeld an der Oberseite des Vorderflügels, die dunkeln Schuppen den Binden I und II am Flügelseitenrand und die orangegelben und blauen Schuppen stammten vom Afterfleck, somit die beiden ersten von der Oberseite des Vorderflügels, die beiden letzten von der Unterseite des Hinterflügels.

Die Schuppen wurden fünf in aufeinanderfolgenden Entwickelungsstadien stehenden Schmetterlingspuppen entnommen. Dem jüngsten Stadium, das zur Untersuchung kam, fehlte noch jede Zeichnung. Der Flügel war im getrockneten Zustand gelblichweiß. Im Bereich der Diskoidalzelle schimmert die rotgefärbte Flügelmembran durch die hier noch weniger dichte Schuppendecke hindurch (Stadium 1). Auch auf der als zweites Stadium bezeichneten Entwickelungsstufe fehlte noch die dunkle Zeichnung. Der Flügel war gelblichweiß und schimmerte rosa. Am Seitenrand, an der Flügelspitze, an der Gabelzelle und an der zweiten Seitenrandzelle erschien der Flügel dunkler gelb wie auf der übrigen Fläche, die Schuppen standen hier auch dichter wie an anderen Stellen. Im dritten Stadium waren die dunkeln Zeichnungen als gelbgraue Streifen angelegt, im vierten Stadium zeigten sich dieselben bedeutend dunkler pigmentiert. Das fünfte Stadium entsprach dem fertig ausgebildeten und ausgefärbten Flügel.

I. Entwickelung der Schuppen der hellgelben Grundfarbe (Fig. 1—6).

Dem unbewaffneten Auge erscheinen die Schuppen, wenn sie auf dunkeln Grund gehalten werden, weiß. Bei schwacher Vergrößerung (Obj. A. A. Oc. 1. Tub. 16 mm. Zeiss) und auffallendem Licht sind dieselben farblos oder weißgelblich, je nachdem sie vereinzelt oder zu mehreren übereinander liegen, sie werden hell goldglänzend, wenn wir durch Vorhalten der Hand so abblenden, dass die Schuppen nur von den einfallenden Randstrahlen beleuchtet werden. Im durchfallenden und auffallenden Licht und bei geöffneter Blende sind die Schuppen farblos, oder sie nehmen einen graugelblichen Farbenton an, der teils durch eingelagertes Gerinnsel, teils durch die Struktur

der Schuppenmembran selbst hervorgerufen wird. Schließen der Blende lässt die Schuppen da, wo sie zu mehreren übereinander liegen, dunkelgrauschwarz erscheinen. Die einzelnen Schuppen sind hell und dunkel gestreift und zwar sind die jetzt schon vorhandenen verdickten Streifen der Schuppenhaut, die Schuppenleisten stets hell, deren Begrenzungen dunkel. An Stellen, wo die Leisten infolge von Verletzung fehlen oder noch nicht ausgebildet sind, ist die Schuppenhaut vollkommen durchsichtig.

Wenden wir stärkere Vergrößerungen an, so verändert sich das Bild im wesentlichen nicht. Wir sehen dann, dass die Schuppen gelblich gefärbtes Plasma enthalten, das zum Teil körnige Einlagerungen darstellt. Auch die Schuppenmembran ist bei tiefer Einstellung gelblich gefärbt. In Alkohol ändern die Schuppen ihr Aussehen nur unbedeutend. Sie werden so durchsichtig, dass sie bei geöffneter Blende ganz verschwinden. Die bei trockenen Schuppen an den Leisten beobachteten hellen und dunkeln Streifen verschwinden vollständig, ein Beweis, dass sie durch Reflexion des Lichtes entstanden waren. Die Schuppen sind jetzt schwach gelblich gefärbt, etwas intensiver an den Stellen, wo die Leisten, die Verdickungen der Schuppenmembran, verlaufen.

Die Schuppen sind jetzt noch sehr dünne fragile Gebilde, die sich leicht falten und leicht zerreißen. An ihrem Vorderrand besitzen sie alle lange, scharf zugespitzte Processus. Die Zahl dieser Fortsätze ist wechselnd. Sinusbildung ist an der Schuppenbasis noch nicht zu beobachten; die Schuppen sind an ihrer Basis und an ihrem Vorderrand ziemlich gleich breit.

Die Länge der Schuppen beträgt im Durchschnitt 118 μ. Die mittlere Breite einer Schuppe ist = 43,2 μ, die mittlere Dicke, am gezackten Vorderrand gemessen = 1—2 μ.

Stadium II. Fig. 2. Das optische Verhalten der gelben Schuppen hat sich nur insofern geändert, als das feine gelbe, in dem Schuppenlumen eingelagerte Gerinnsel zugenommen hat und die Schuppe gelblicher erscheinen lässt.

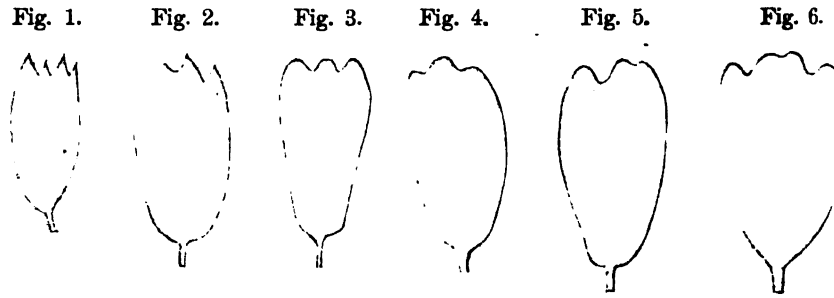
An der Schuppenform ist dadurch eine Änderung eingetreten, dass die Seitenlinien der Schuppe in die äußeren Processus nicht spitz auslaufen, sondern sich nach innen biegen und die vorher zackigen Fortsätze mehr abgerundet erscheinen lassen.

Stadium III. Fig. 3. Die Schuppen heben sich auf dunkelm Grund noch immer als weiße Punkte ab, auf hellem Grund verschwinden sie vollkommen. Bei schwacher Vergrößerung und auffallendem Licht sind die Schuppen gelbweiß glänzend, um so gelblicher, je mehr Schuppen übereinander liegen. Bei durchfallendem Licht und offener Blende nehmen sie einen lichtgelben Ton an. Wird die Blende geschlossen, so verändern sie ihre Farbe in grau, rötlichgelb, und erscheinen schließlich intensiv rot und gelb gestreift.

Die Leisten sind rot, die dünneren Stellen der Schuppenmembran sind gelb. In diesem Verhalten unterscheiden sich die gelben Schuppen von denen der dunkeln Zeichnung auf gleicher Entwickelungsstufe.

Unter starker Vergrößerung (D.D.Oc.1) erscheinen die Schuppen ebenfalls lichtgelb; im Schuppenlumen befinden sich kleine gelbglänzende Körnchen, die am dichtesten in der Schuppenspitze am wenigsten dicht an der Schuppenbasis liegen. Beim Schließen der Blende geht die Farbe der Körnchen in bräunlichgelb über. In Alkohol untersucht, zeigt hauptsächlich die Schuppenmembran und weniger die Körnchen einen blassgelben Ton.

Die Form der Schuppen ist dadurch verändert, dass die früher spitzigen Processus am Schuppenvorderrand jetzt abgerundet erscheinen, eine Entwickelungsrichtung, die sich bereits im Stadium II bemerkbar machte. Die Processus selbst sind aber noch länger als bei den gleichaltrigen dunkeln Schuppen. Auch in ihrer übrigen



Papilio podalirius.

Schuppen der gelben Grundfarbe (Oberseite des Vorderflügels) fünf verschiedene Entwickelungsstadien.
Fig. 1—5 Schuppen der verschieden alten Puppe.
Fig. 6 Schuppen des ausgeschlüpften Schmetterlings.

Gestalt sind die gelben Schuppen von den dunkeln verschieden, sie sind am Vorderrand breiter wie die letzteren.

Die Länge der Schuppen beträgt jetzt im Durchschnitt: 120 μ. die Breite: 43—45 μ, die Dicke: 3—4 μ.

Stadium IV. Fig. 4. Von einem dunkeln Hintergrund heben sich die Schuppen der Grundfarbe als weißlichgelbe Punkte ab. sie sind nicht mehr rein weiß. Auf hellem Grund sind sie bis auf einzelne, weiß glänzende noch immer kaum wahrnehmbar. Bei schwacher Vergrößerung und auffallendem Licht sind die Schuppen gelblichweiß und spielen ins grünliche. Bei durchfallendem Licht erscheinen sie intensiver gelb und spielen ins Braune, wo mehrere übereinander liegen. Mit stärkerer Vergrößerung betrachtet, lassen sich im Schuppenlumen, wie vorher gelblich glänzende Körnchen erkennen. Diese Färbung der Körnchen bleibt auch, wenn die Schuppe in Alkohol liegt, es handelt sich somit tatsächlich um pigmentierte Einlagerungen und nicht um optische Farben im

engeren Sinn. Die gefärbten Körnchen sind jetzt in Reihen zwischen den Leisten angeordnet.

Die Schuppen erscheinen in diesem Stadium an ihrem Vorderrand erheblich verbreitert; die Fortsätze sind abgerundet und mehr oder weniger lang.

Die Länge der Schuppen ist im Durchschnitt: 125 μ, die Breite: 50 μ, ihre Dicke: 3—4 μ. Sie sind somit wieder gewachsen.

Stadium V. Fig. 5 u. 6. In ihrem optischen Verhalten unterscheiden sich die ausgebildeten Schuppen von denen der vorhergehenden Entwickelungsperiode nur durch die größere Intensität der Pigmentfarben. Die Schuppenhaut ist immer noch sehr blass gefärbt, die Körnchen haben indessen an Zahl zugenommen und färben die trockene Schuppe grünlichgelb; nach dem Ausschlüpfen sind die Pigmentkörnchen noch zahlreicher.

Die Gestalt der Schuppen ist jetzt ausgesprochen schaufelförmig, um so viel breiter ist ihr Vorderrand im Vergleich zur Schuppenbasis.

Die Länge der Schuppen beträgt 125 μ, die Breite 50 μ, die Dicke 5 μ. Nach dem Ausschlüpfen hat die Breite der Schuppen an ihrem Vorderrand noch mehr zugenommen, sie beträgt jetzt im Durchschnitt 55—60 μ. Die Processus sind fast vollkommen verschwunden.

Wenn wir die Gestaltsveränderung der gelben Schuppen auf dem Flügel von *P. podalirius* in den verschiedenen ontogenetischen Entwickelungsstadien verfolgen, so sehen wir, dass die Schuppen nicht nur nach allen Dimensionen an Größe zunehmen, sondern dass sie namentlich in zwei Richtungen eine Änderung in ihrer Form erfahren: Während im ersten hier betrachteten Entwickelungsstadium der Durchmesser in der Mitte der Schuppen am größten ist, erreicht derselbe bei der ausgewachsenen Schuppe sein Maximum am Schuppenvorderrand; die Schuppe wird schaufelförmig. Hand in Hand mit dieser Gestaltveränderung läuft die Umbildung der Schuppenfortsätze von spitzen, zackigen Gebilden in abgerundete Processus, die schließlich mehr oder weniger vollkommen miteinander verschmelzen. Der Vorderrand der Schuppe neigt dazu, ganzrandig zu werden.

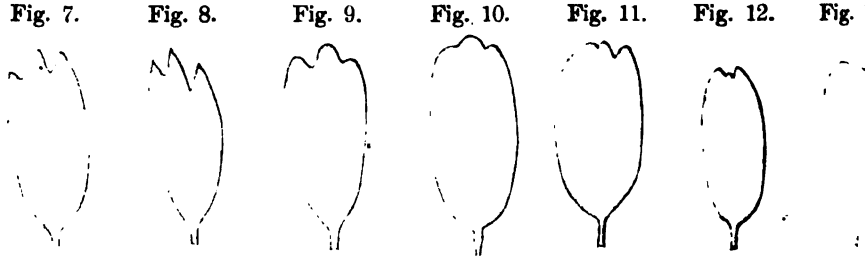
II. Entwickelung der dunklen Bindenschuppen (Fig. 7—13).

Die zur Untersuchung verwendeten dunkeln Schuppen wurden den Binden I und II der Vorderflügeloberseite entnommen.

Im ersten Stadium (Fig. 7), in dem noch keine dunkle Zeichnung sichtbar ist, unterscheiden sich die später dunkel gefärbten Schuppen noch nicht von denen der gelben Grundfarbe. Das optische Verhalten der Schuppen ist bis ins einzelne mit dem für die gelben Schuppen beschriebenen identisch und bedarf deshalb keiner besonderen Erwähnung. Auch in Gestalt und Größe weichen die später dunkel erscheinenden Schuppen nur wenig von

den gelben ab. Die Länge der Schuppen beträgt 118 μ, die mittlere Breite 43,7 μ, die mittlere Dicke 1,0 μ. Die Schuppen sind sinuslos und tragen wie die gelben Schuppen an ihrem Vorderrand scharfe, spitzige Fortsätze.

Auch im zweiten Stadium (Fig. 8. u. 21) ist von dunkler Zeichnung noch nichts zu beobachten und die Schuppen auf den Bänderstellen sind dementsprechend nur schwer von den Schuppen der Grundfarbe zu unterscheiden. Unter Alkohol betrachtet zeigen die Schuppen der Bänder allerdings jetzt schon ein wenig dunkleres gelbgraues Kolorit und außerdem treten die körnigen Einlagerungen etwas deutlicher hervor wie bei den später gelben Schuppen. Die Gestalt der Schuppen hat sich so gut wie gar nicht verändert, die Processus sind noch immer ziemlich lang und scharf zugespitzt. Die Schuppen sind etwas gewachsen, die durchschnittliche Länge beträgt jetzt: 120 μ, die Breite 50 μ, ihre Dicke 5—6 μ. Die



Papilio podalirius.

Schuppen der dunkeln Bindenzeichnung (Oberseite des Vorderflügels I u. II). Fünf verschiedene Entwickelungsstadien.

Schuppen erscheinen demnach hauptsächlich dicker und auch etwas breiter geworden.

Stadium III. Fig. 9 u. 22. Die dunkeln Binden heben sich jetzt als gelbgraue Streifen von der Flügelfläche ab. Auf dunklem Grund erscheinen sie dem unbewaffneten Auge gelblichweiß, bei schwacher Vergrößerung und auffallendem Licht sind sie gelbweiß glänzend, bei gleichzeitig auffallender und durchfallender Beleuchtung und offener Blende wird der Glanz der Schuppen hellgoldgelb, um so intensiver, je heller von unten beleuchtet wird. Schließen wir die Blende, so geht die vorher goldgelbe Schuppenfarbe in rötlichgrau bis rotbraun über, da wo mehrere Schuppen übereinander liegen, erscheinen sie einförmig dunkelbraun. Die Schuppen unterscheiden sich in diesen Farbeneffekten von den gelben Schuppen, die auf gleicher Entwickelungsstufe und unter gleichen Bedingungen rotgelbe Farbe zeigen.

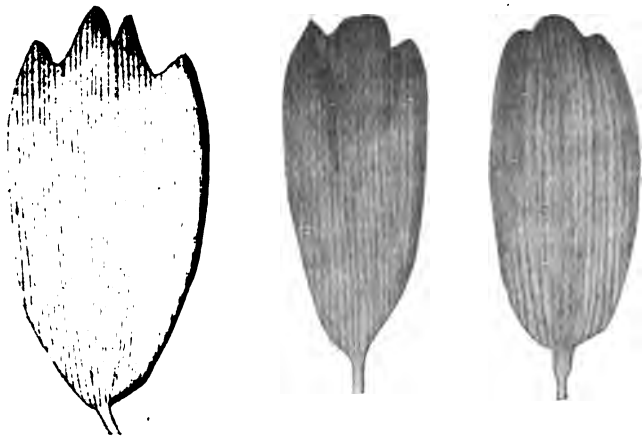
In Alkohol eingelegt erscheinen die Schüppchen auf dunklem Hintergrund als graulichweiße Pünktchen. Von heller Unterlage

heben sie sich als gelbe Punkte ab. Unter Alkohol zeigen die Schuppen die im trockenen Zustand sichtbaren Farbeneffekte in abgeschwächter Form, trotzdem ist ihre Färbung eine intensivere wie bei den gleichalten gelben Schuppen.

Die Schuppenform hat sich in bezug auf die Processus bereits erheblich geändert. Dieselben sind nicht mehr spitzig, sie erscheinen abgerundet und weniger lang. Es treten somit genau dieselben Veränderungen ein wie bei den Schuppen, deren Entwickelung wir zuerst verfolgt haben.

In einer Beziehung unterscheidet sich die Form der dunkeln Schuppen indessen jetzt schon von derjenigen der gelben. Während diese letzteren in dem vorliegenden Entwickelungsstadium bereits

Fig. 21. Fig. 22. Fig. 23.



Papilio podalirius.

Fig. 21. Schwarze Schuppe Stadium II (DD. Oc. 3 Zeiss) in Alkohol Struktur und Körnchen sichtbar.
Fig. 22. Schwarze Schuppe Stadium III (DD. Oc. 1). Die körnigen Einlagerungen haben an der Spitze sehr zugenommen.
Fig. 23. Schwarze Schuppe Stadium IV (DD. Oc. 1). Schuppe nahezu ausgefärbt.

anfingen, schaufelförmig zu werden, ist das bei den dunkeln Schuppen nicht der Fall; sie behalten ihre anfängliche mehr ovale Gestalt auch später bei.

Die Dimensionen der Schuppen haben sich wenig verändert. Ihre durchschnittliche Länge ist dieselbe geblieben, ihre Breite und Dicke hat dagegen etwas abgenommen. Länge 120 μ, Breite 40—43 μ, Dicke 4 μ.

Stadium IV. Fig. 4 u. 23. Die dunkeln Binden heben sich jetzt als graue Streifen von der übrigen hellgefärbten Flügelfläche deutlich ab. Die einzelnen Schuppen erscheinen jetzt auf dunkelm Grunde gelbgrau, auf heller Unterlage grau mit gelblichem Schimmer. Mit schwacher Vergrößerung betrachtet sind die Schuppen im auffallenden Licht gelblich gefärbt, wenn sie vereinzelt liegen, gelb

bis grau, wo mehrere übereinander gelagert sind. Derselbe Farbenunterschied ergibt sich bei Anwendung starker Vergrößerung. Bei geschlossener Blende erscheinen die Schuppen schwarzbraun. Die in dem Schuppenlumen eingelagerten Körnchen sind sehr stark lichtbrechend, ihre Oberfläche ist hellglänzend, während ihre Konturen sehr dunkel erscheinen: Die verdickten Streifen der Schuppenmembran, die dunkler gefärbt erscheinenden Leisten, sind regelmäßig angeordnet und reflektieren das Licht ebenfalls ziemlich stark. Zusatz von Alkohol verändert die Farben der Schuppen nur wenig, die Töne werden nur etwas heller und wir sehen jetzt, dass auch die Pigmentkörner die Färbung der Schuppenmembran besitzen. Die Processus am Schuppenvorderrand sind fast vollkommen verschwunden, die Gestalt der Schuppen ist oval geblieben.

Länge der Schuppen im Durchschnitt 120 μ, Breite 50 μ, Dicke 5—6 μ.

Stadium V. Fig. 11—13. Die dunkeln Binden sind nun so gut wie ausgefärbt, das Präparat stammt von dem Flügel eines Segelfalters, der kurz vor dem Ausschlüpfen steht. Die Schuppen sind der Binde I am Seitenrand entnommen. Auf dunkelm Grund erscheinen die Schuppen grau, auf hellem grauschwarz. Auch mit schwacher Vergrößerung betrachtet zeigen sich die Schuppen grauschwarz pigmentiert. An ihrer Basis und überall wo der in Körnchen eingelagerte Farbstoff fehlt, erscheinen die Schuppen mehr oder weniger glänzend gelb- oder weißgrau. Werden die Schuppen zur Lichtquelle so orientiert, dass der einfallende Lichtstrahl senkrecht zu dem Leistenverlauf steht, so treten auf den vom Licht abgekehrten Leistenflächen deutliche Interferenzfarben auf. Die Schuppen sind auf dieser Entwickelungsstufe kaum durchscheinend, da ihr ganzes Lumen jetzt mit dunkeln Farbstoffkörnchen erfüllt ist. Auch bei gleichzeitiger Anwendung von auffallendem und durchfallendem Licht bleiben die Farbeneffekte dieselben.

Die Farbstoffkörnchen sind in der Schuppe nicht gleichmäßig verteilt, sie liegen dichter an der Schuppenspitze wie an der Schuppenbasis und bewirken die dunklere Färbung der ersteren. Die Schuppen sind in diesem Stadium um sehr viel reicher an Farbstoff wie auf der vorhergehenden Entwickelungsstufe; die einzelnen Farbstoffkörnchen erscheinen auch größer wie vorher.

Zusatz von Alkohol hellt den Farbenton der Schuppen auf und zeigt, dass die Färbung der Schuppe einmal durch Pigmentierung der Schuppenmembran, besonders aber durch die im Schuppenlumen enthaltenen Pigmentkörner bewirkt wird.

Die Schuppen sind nun fast alle ganzrandig geworden, einige zeigen noch kleine Fortsätze am Vorderrand, namentlich finden sich ziemlich häufig zweispitzige Formen, aber mit ganz kurzen, abgerundeten Processus. Auf einem Präparat, das von den Schuppen

der Wurzelbinde angefertigt war, hatten alle Schuppen zwei etwas längere Fortsätze. An der Schuppenbasis der meisten Schuppen lassen sich jetzt deutliche Sinusbildungen erkennen.

Die Färbungsunterschiede, die zwischen den hellen und dunkeln Schuppen in diesem Stadium bestehen, werden nach dem Ausschlüpfen des Falters noch dadurch vergrößert, dass sich in der allerletzten Periode, in der einen Schuppe der gelbe Farbstoff, in der anderen der braungraue erheblich vermehrt. In bezug auf ihre Form sind die genannten Schuppen dadurch verschieden, dass die gelben Schuppen der Grundfarbe schaufelförmige, die dunkeln Schuppen der Zeichnung ovale Gestalt besitzen. Die gelben Schuppen zeigen außerdem auch auf der Höhe ihrer Entwickelung noch deutlichere Fortsätze wie die dunkeln Schuppen. In ihrer Größe stehen die letzteren den ersteren bis auf ihre Dicke erheblich nach. Die dunkeln Schuppen des fertigen Schmetterlings maßen: Länge = 120 μ, Breite = 37 μ, Dicke = 5—6 μ.

III. Entwickelung der orangegelben Schuppen vom Afterfleck (Fig. 14—17 u. 24).

In dem ersten hier betrachteten Entwickelungsstadium unterscheiden sich die später dunkelgelben Schuppen ebensowenig von den umgebenden später blauen, schwarzen und hellgelben, wie die Schuppen der Grundfarbe von denen der Zeichnung. Sie sind wie alle anderen auf dunkelm Grund weiß, bei schwacher Vergrößerung und auffallendem Licht erscheinen sie durchscheinend, manche durchsichtig bis auf die Seitenränder und die Spitze, die weißliches Licht reflektieren. Im übrigen verhalten sich die orangegelben Schuppen sowohl bei starker Vergrößerung wie unter Alkohol betrachtet, allen anderen so ähnlich, dass höchstens in ihrer, wie es scheint, von Anfang an etwas kräftigeren, derberen, weniger leicht faltbaren Schuppenmembran ein unterscheidendes Merkmal gefunden werden könnte.

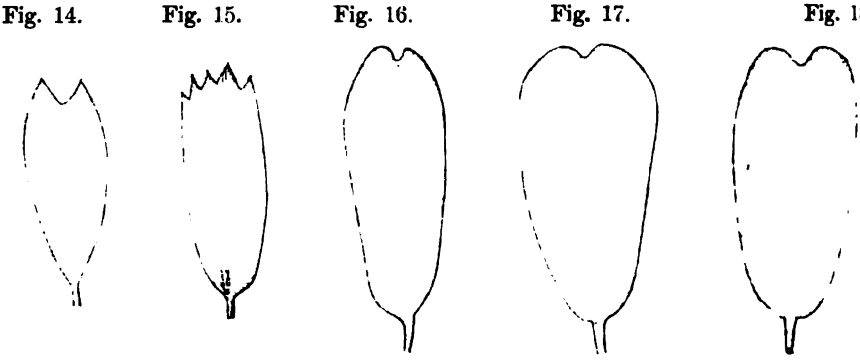
Was die Gestalt der Schuppen betrifft, so ist dieselbe ziemlich gleichmäßig oval, mit deutlichen tief einschneidenden, spitzen Fortsätzen am Vorderrand. Sinus ist wie auch bei den früher beschriebenen Schuppen keiner vorhanden. Die orangefarbenen Schuppen sind indessen von Anfang an größer wie die Schuppen der Grundfarbe und die dunkeln Zeichnungsschuppen. Ihre Länge beträgt im ersten Stadium 125 μ, die Breite durchschnittlich 43,7 μ, die mittlere Dicke 3—4 μ.

Stadium II. Fig. 15. Auf dunkelm Grund erscheinen die Schuppen weißlich. Bei schwacher Vergrößerung sind sie glänzend weiß und nicht mehr durchscheinend, wie im vorhergehenden Stadium, oder wie die gleichalterigen Schuppen der gelben Grundfarbe. Bei starker Vergrößerung lässt sich erkennen, dass die

Schuppenmembran an sich noch farblos ist. Diese Schuppenmembran springt an den getrockneten Schuppen leicht ab und man kann nun beobachten, wie an ihrer Innenseite feine, stark lichtbrechende Granulationen eingelagert sind und ferner, dass sich zwischen der Membran und dem geronnenen Schuppenplasma eine trübe im durchfallenden Licht rötlich erscheinende Plasmahaut ausbreitet, die die Farbeneffekte der Schuppe beeinflusst (Fig. 24). Auf der Abbildung ist eine Schuppe wiedergegeben, bei der diese trübe Zwischenschicht nur teilweise vorhanden ist.

Untersuchen wir die Schuppen in Alkohol, so erscheint bei einzelnen die Schuppenmembran gelblich gefärbt, der körnige Inhalt dagegen farblos, aber stark glänzend.

Die Gestalt der Schuppen hat sich insofern etwas verändert, als das Corpus an der Basis breiter geworden ist. Die Processus



Papilio podalirius.

Schuppen des orangegelben Afterflecks (Flügelunterseite des Hinterflügels etc.). Vier verschiedene Entwickelungsstadien.

sind noch immer sehr deutlich entwickelt. Die Schuppen sind sehr bedeutend in die Länge gewachsen. Die durchschnittliche Länge beträgt 150 μ, ihre Breite 50 μ, ihre Dicke 4—5 μ.

Von Stadium III wurden keine Präparate gemacht. Im IV. Stadium (Fig. 16) erscheinen die Schuppen auf dunklem Grund als orangegelbe Pünktchen, die teilweise deutlich irisieren. Bei durchfallendem Licht und schwacher Vergrößerung zeigt sich besonders die Schuppenspitze leuchtend gelb gefärbt, der basilare Teil ist mehr grünlichgelb. Bei geschlossener Blende werden die Schuppen braungelb. Die Schuppen enthalten eine große Menge hellgelb gefärbter, stark lichtbrechender Körnchen und auch die Schuppenhaut ist gelblich pigmentiert. Wie wir es bei den dunkeln Schuppen der Zeichnung und den gelben Schuppen der Grundfarbe beobachtet hatten, so liegen auch hier die Pigmentkörnchen viel zahlreicher an der Schuppenspitze wie an der Schuppenbasis. In

dieser ungleichen Farbstoffverteilung ist auch die Ursache der Farbendifferenzen zwischen den verschiedenen Schuppenteilen zu suchen. Werden die Schuppen in Alkohol gebracht, so erscheinen sie heller gefärbt wie vorher; das gelbe Pigment wird indessen durch Alkohol gelöst und die Lösung färbt die Schuppen diffus.

Statt der spitzen Fortsätze am Schuppenvorderrand finden sich in diesem Stadium meistens nur zwei abgerundete Processus. Die Schuppen sind jetzt sehr viel länger wie diejenigen der Grundfarbe und der Zeichnung, sie messen im Durchschnitt in der Länge: 162 μ, in der Breite: 50 μ und sind durchschnittlich 5 μ dick.

Fig. 24 a. Fig. 24 b.

Papilio podalirius.

Orangegelbe Schuppe vom Afterfleck. Die Schuppenmembran *a* ist teilweise abgesprungen, es wird die trübe Zwischenschicht *b* und das geronnene Schuppenplasma *c* sichtbar (Obj. F. Oc. 1). 24 a Oberseite. 24 b Unterseite.

In dem beschriebenen vierten Stadium sind die orangegelben Schuppen des Afterflecks so gut wie fertig entwickelt. Die Färbungsunterschiede, die die Schuppen im fünften Stadium zeigen, sind nicht mehr wie individueller Natur (Fig. 17, 18), bald erscheinen die Schuppen heller, bald dunkler gelb. In einigen Präparaten lassen sich alle Übergänge verfolgen von den intensiv rotgelben Formen bis zu dem hellen Gelb der Grundfarbe; es scheinen danach einige Schuppen in ihrer Entwickelung früher stehen zu bleiben wie andere. Wie die Schuppen der Grundfarbe so zeigen auch die orangegelben Schuppen die Tendenz, sich an ihrem Vorderrand zu verbreitern. An einzelnen orangefarbenen Schuppen beobachten wir auf der Höhe ihrer Entwickelung Sinusbildung bei gleichzeitiger Reduktion der Processus.

VI. Die Entwickelung der blauen Schuppen in der Umgebung des Afterflecks (Fig. 19, 20).

In ihren ersten Entwickelungsstadien lassen sich die blauen Schuppen der Afterzeichnung so schwer von den rotgelben unterscheiden, dass eine Trennung beider Gebilde erst von dem Augenblick an möglich ist, wo in den orangefarbenen Schuppen gelbes Pigment auftritt. Erst im Stadium IV (Fig. 19) ist eine deutliche Differenzierung der blauen Schuppen zu beobachten. Im durchfallenden Licht erscheinen die blauen Schuppen gelblichweiß. An dem Vorderrand, der oval gebauten, an ihrer Basis bereits ziemlich breiten Schuppe finden sich kürzere, aber noch scharf zugespitzte Fortsätze. In ihrer Größe stehen die blauen Schuppen den rotgelben nur wenig nach. Die charakteristische Eigenschaft, auf dunkelm Grund blaues oder blauweißes Licht zu reflektieren, erhalten die blauen Schuppen erst im Stadium V, also kurz vor dem Ausschlüpfen des Schmetterlings. Auch bei schwacher Vergrößerung und auffallendem Licht erscheinen die Schüppchen graublau, bei durchfallendem Licht sind sie dagegen rötlichgelb, was auf die Anwesenheit einer trüben Schicht als farbenerzeugende Ursache schließen lässt. Die blauen Schuppen enthalten gar kein oder sehr wenig körniges Pigment und unterscheiden sich auch dadurch von den übrigen. Auf Zusatz von Alkohol werden die blauen Schüppchen lichtgelb und vollkommen durchsichtig. Die Schuppenform, wenigstens soweit es die Processus anbetrifft, verändert sich in derselben Richtung wie die der übrigen Schuppen. Die anfangs längeren, scharf zugespitzten Processus werden kürzer und runden sich ab. Viele blaue Schuppen sind vollkommen processuslos.

Fig. 19. Fig. 20.

Papilio podalirius.

Schuppen der blauen Monde am Afterfleck. Zwei verschiedene Entwickelungsstadien.

Zusammenfassende Betrachtungen über die ontogenetische Entwickelung der verschiedenen Schuppenformen und Schuppenfarben.

Die Abhängigkeit der Schuppenformen von äußeren Einflüssen.

Wir ersehen aus den vorhergehenden Ausführungen, dass die Schmetterlingsschuppe ein während der Ontogenese, während des Puppenlebens, sehr veränderliches Gebilde ist. Auf frühen Entwickelungsstufen des Falters sind die Schuppen, wenn sie später in ihrem Aussehen auch noch so erheblich voneinander abweichen, gleich gefärbt und gleich gestaltet. Wenn wir noch frühere Entwickelungsstadien, als es im vorhergehenden geschehen ist, zum Ver-

gleich herbeiziehen, so sehen wir, dass die Schuppen von ursprünglich einspitzigen lanzettförmigen Gebilden abzuleiten sind, von Gebilden, die den an manchen Körperstellen sich erhaltenden haarförmigen Schuppen am meisten ähnlich sehen. Zu dieser Zeit stellt auch der Puppenflügel ein außerordentlich zartes Organ dar, das sehr leicht dehnbar und faltbar ist. Sobald der Flügel in seiner Form fixiert erscheint und der Puppenhülle entnommen werden kann, zu der Zeit also, wo unsere ontogenetischen Untersuchungen beginnen, verlieren auch die Schuppen den haarartigen Bau. Das Schuppencorpus hat sich verbreitert und an dem Vorderrand der Schuppe sind mehrere scharf zugespitzte Processus aufgetreten. Das Vorhandensein dieser scharfen Fortsätze ist, wie aus der Ontogenese sämtlicher hier in Betracht gezogenen Schuppenformen hervorgeht, für die junge Schuppe durchaus charakteristisch. In diesem Stadium sind alle Schuppen von *Papilio podalirius* noch vollkommen farblos. Je älter die Schuppe indessen wird, desto mehr verliert sie ihr durchsichtiges, farbloses Aussehen. Es lagern sich im Schuppenlumen gefärbte Körnchen ab, und die Schuppenhaut selbst nimmt häufig einen gelblichen Ton an, wie z. B. bei den dunkeln Schuppen der Binden von *Papilo podalirius*. Bei den gelben Schuppen wird die Färbung hauptsächlich durch die in der Schuppe enthaltenen Pigmentkörnchen bewirkt, die, wie wir sehen, bis zum Ausschlüpfen des Schmetterlings, an Menge zunehmen. Die Körnchen sind stets in der Schuppenspitze am zahlreichsten, und deshalb ist es auch zu verstehen, dass die Schuppenspitzen meist dunkler gefärbt erscheinen wie die Schuppenbasis, die pigmentärmer bleibt.

Bezüglich ihrer Form treten bei den verschieden gefärbten Flügelschuppen des Segelfalters schon frühzeitig kleine Unterschiede auf. Die Schuppen der Grundfarbe verbreitern sich an ihrem Vorderrand schaufelförmig, während die später dunkel gefärbten Schuppen oval gestaltet bleiben.

Die dunkelgelben Schuppen des Afterflecks sind bereits in den ersten Entwickelungsstadien durch ihre Größe und auch durch ihren mikroskopischen Bau von denen der Grundfarbe und der dunklen Zeichnung verschieden. Sie überragen die anderen an Größe und zeichnen sich durch das Vorhandensein einer trüben, plasmatischen Zwischenschicht aus, die bewirkt, dass die Schuppen schon frühzeitig undurchsichtig erscheinen, und die den Farbenton des gelben Pigmentes modifiziert.

Allen Schuppen gemeinsam ist die Umbildung der zuerst spitzen, tief einspringenden Auszackungen des Schuppenvorderrandes in abgerundete Processus und schließlich die Neigung der Fortsätze untereinander zu verschmelzen und ganzrandige Schuppen zu bilden.

Sämtliche Schuppen bei *Papilio podalirius* sind ferner anfangs sinuslos. Mit der Rückbildung der Processus geht Hand in Hand das Erscheinen eines Sinus an der Schuppenbasis. Das ontogenetische Verhalten der Schuppen entspricht also auch hierin den Befunden, die Schneider an der Hand phylogenetischen Materials abgeleitet hat.

Sämtliche Schuppenarten nehmen während des beobachteten Zeitraumes ihrer Entwickelung sowohl an Länge, wie auch an Breite und an Dicke zu. Die Schuppen wachsen nach allen Dimensionen, entsprechend den einzelnen Schuppenarten in verschiedenem Maße. Das stärkste Längenwachstum zeigen in dem vorliegenden Fall die orangegelben Schuppen des Afterflecks. Bei diesen betrug die Differenz vom I.—V. Stadium 162—125 = 37 μ in der Länge. 50—43 = 7 μ in der Breite, 5—3 = 2 μ in der Dicke. Das geringste Längenwachstum zeigten die dunkeln Bindenschuppen 120—118 = 2 μ bei einem Breitenwachstum von 50—43 = 7 μ und einem Dickenwachstum von 6—1 = 5 μ. In der Mitte stehen die gelben Schuppen der Grundfarbe mit 125—118 = 7 μ Längenwachstum, 60—43,5 = 16,5 μ Breitenwachstum und 5—1 = 4 μ Dickenwachstum. Ihrem verschiedenartigen Wachstum entsprechend werden die orangeroten Schuppen zu mehr langgestreckten, die dunkeln Schuppen zu kurzen und breiten, die gelben Schuppen der Grundfarbe zu vorne stark verbreiterten Gebilden. Die Schuppen einer Farbe sind natürlich nicht alle gleich groß, die einen bleiben in ihrem Wachstum früher, die anderen später stehen. Ihre Größe und ihre Gestalt hängt, wie Schneider bereits erwähnt, in hohem Grade von der Stelle ab, auf der sich die Schuppen auf der Flügelfläche befinden. An der Unterseite der Flügel pflegen sich die längsten Schuppen zu bilden, das Längenwachstum vollzieht sich hier besonders schnell, wie die Entwickelung der gelben und blauen Schuppen des Afterflecks deutlich gelehrt hat.

Es scheint mir sehr wahrscheinlich, dass die charakteristischen Unterschiede zwischen den verschiedenfarbigen Schuppen auf die abweichenden Ernährungsbedingungen im Flügel zurückzuführen sind. An den Flügelstellen mit schlechterer Ernährung werden auch die Schuppenzellen später zur Entwickelung gelangen, früher zu wachsen aufhören und einen weniger kräftigen Habitus tragen. Umgekehrt werden da, wo die günstigsten Ernährungsbedingungen bestehen, auch die Schuppen ihre volle Ausbildung erreichen. Auf ähnliche Ernährungsbedingungen kann es zurückgeführt werden, dass Schuppen verschiedener Farbe, da wo die abweichend gefärbten Bezirke aneinanderstoßen, ähnlich gebaut sind und dass sie sich um so stärker differenzieren, je weiter sie voneinander entfernt stehen.

Ich verstehe unter günstigen Ernährungsbedingungen solche.

die die Schuppenzellen in den Stand setzen, als Schuppen auszuwachsen und kräftige Chitinmembranen zu bilden. Der Chitinisierungsprozess der Schuppenzellen ist in vieler Beziehung dem der Verhornung bei den Epidermiszellen höherer Tiere zu vergleichen; während dort das Zellplasma eine Metamorphose in Hornsubstanz erfährt, wird hier das Plasma der Schuppenzelle zum großen Teil in Chitin, ein amidiertes Kohlenhydrat verwandelt. Wenn man sich über die chemischen Prozesse, die sich bei der Bildung des Chitins im Puppenorganismus abspielen, auch noch nicht ganz klar ist, so steht doch schon auf Grund der Analysenergebnisse dieser Substanz fest, dass sich an ihrer Bildung Stoffe beteiligen, die wichtige Bausteine für den Insektenorganismus darstellen, Substanzen, die auf diese Weise festgelegt, d. h. aus dem Kreislauf der Stoffe im Organismus ausgeschaltet werden. Es ist ferner anzunehmen, dass bei gut ernährten Puppen und unter Verhältnissen, wo der Stoffverbrauch der Puppe ein relativ geringer ist, mehr Material zur Chitinbildung erübrigt wird, wie bei schlechter Ernährung, oder bei sehr intensivem und beschleunigtem Stoffwechsel. Auf Grund der Ergebnisse meiner Untersuchungen über die assimilatorischen Vorgänge, die sich im Organismus von Schmetterlingspuppen abspielen, halte ich es auch keineswegs für ausgeschlossen, dass der Schuppenzelle eine wichtige Rolle bei der Assimilation des Kohlenstoffes und des Stickstoffes aus der Luft zufalle. Vielleicht entnimmt die Zelle wenigstens einen Teil dieser für die Chitinbildung wichtigen Stoffe der Atmosphäre.

Dass die Schuppenzellen keine unwichtigen Organe im Puppenkörper darstellen, scheint mir schon aus ihren morphologischen Eigenschaften hervorzugehen. Die Schuppenzellen erinnern in ihrem Bau an Drüsenzellen, sie enthalten meist gefärbte Granulationen, die reduzierende Eigenschaften besitzen. Die Entwickelung der Pigmente steht in einer bestimmten Beziehung zum Licht, die Farbe der Granulationen wechselt mit dem Grad ihrer Oxydation. Dies alles lässt darauf schließen, dass sich in diesen Zellen eine Reihe wichtiger chemischer Prozesse abspielen, deren Natur möglicherweise mit der Ernährung der Zelle und durch Vermittlung der Zelle, mit der Ernährung des Organismus in Beziehung zu bringen ist. Die Entwickelung und Gestaltung der Schuppenzelle dürfte danach verhältnismäßig leicht durch äußere Einwirkungen zu beeinflussen sein, sie müsste durch alle Einflüsse alteriert werden, die sich in einer verändernden Stoffwechseltätigkeit des Puppenorganismus und der Schuppenzellen selbst offenbaren. Wie sehr die Ausbildung der Schuppen von solchen Einwirkungen abhängt, zeigen einige Experimente, die ich in den letzten Jahren an Schmetterlingspuppen und zwar an Vanessenpuppen gemacht habe. Puppen der *Vanessa urticae*, die ihre Entwickelung in einer kohlensäurefreien

reinen Sauerstoffatmosphäre durchgemacht hatten[1]), zeigten eine sehr dünne Schuppenhaut und hatten Neigung, sich aufzurollen. Alle Chitinteile waren bei solchen Faltern sehr dürftig entwickelt. Ich erklärte mir diese Erscheinung damals dadurch, dass ich annahm, dass der größere Partialdruck des Sauerstoffes die Oxydationsvorgänge angeregt und den Verbrauch der im Falter abgelagerten Reservestoffe beschleunigt habe. Heute aber, nachdem ich nachgewiesen, dass die Schmetterlingspuppen den Stickstoff und Kohlenstoff zu assimilieren vermögen, frage ich mich, ob die schlechte Ausbildung der Chitinteile nicht richtiger der Abwesenheit des Stickstoffes und Kohlenstoffes zuzuschreiben war? Ähnliche dürftige Schuppenbildungen erhielt ich in den Experimenten, in denen ich die Schmetterlingspuppen längere Zeit (24 Stunden und länger) im luftverdünnten Raum bei einem Quecksilberdruck von nur 15 mm gehalten hatte. Hier konnte freilich auch eine mechanische Zerstörung der Schuppenzellen, des Flügelepithels stattgefunden haben.

An den zu den übrigen Experimenten verwendeten Faltern ergab die Messung der Schuppen folgende Einzelheiten: Die roten Schuppen wurden bei allen zur Untersuchung verwendeten Exemplaren dem Winkel entnommen, der durch die Medianader und deren dritten Seitenast (= fünfte Seitenrandzelle) gebildet wird, die schwarzen Schuppen stammten von dem in der Diskoidalzelle gelegenen Bindenfleck (VII, VIII, Eimer).

1. Die Messung an einem unter normalen Verhältnissen gehaltenen Falter ergab für die roten Schuppen der Grundfarbe folgende Beziehungen. Die Schuppen waren: 124,0 μ lang, 68,8 μ breit, für die dunkeln Schuppen der Bänderflecken erhielt ich die Maße: 132,8 μ lang, 65,6 μ breit. Die Mehrzahl der Schuppen hatte vier gut ausgebildete Zacken, einige auch sechs kleinere Fortsätze. Die Länge der Fortsätze betrug bei den roten Schuppen 9,6 μ, bei den schwarzen Schuppen 8,4 μ. Die schwarzen Schuppen hatten einen sehr gut entwickelten Sinus.

2. Bei einem durch Einfluss erhöhter Temperatur in die südliche Varietät *ichnusa* verwandelten Falter waren

die roten Schuppen: lang: 118,4 μ, breit: 65,6 μ
die schwarzen Schuppen: „ 140,8 μ, „ 76,8 μ.

Die Schuppen hatten 4—6 zum Teil gut ausgebildete Zacken, diese maßen im Durchschnitt an den roten Schuppen: 7,8 μ, an den schwarzen: 8,4 μ. Die Sinusbildung war noch schärfer wie bei der Normalform.

3. Bei einem Falter, dessen Puppe sich über Schwefelsäure in trockener Luft entwickelt hatte, waren

1) Der Einfluss des Stoffwechsels der Schmetterlingspuppe auf die Flügelfärbung und Zeichnung des Falters. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. I, 4, S. 477—513.

die roten Schuppen: lang: 145,6 μ, breit: 65,6 μ,
die schwarzen Schuppen: „ 153,6 μ, „ 75,2 μ.

Die Schuppen hatten 2—4 meistens 3 gut ausgebildete Processus. Diese maßen an den roten Schuppen: 15 μ, bei den schwarzen ebenfalls 15 μ. Die Sinusbildung an den Schuppen war weniger ausgesprochen wie bei der Normalform.

4. Aus einer anderen Puppe, die während vier Stunden Radiumstrahlen ausgesetzt gewesen war, entwickelte sich ein Falter, dessen Schuppenmaße die folgenden waren

rote Schuppen: lang: 128 μ, breit: 76,8 μ,
schwarze Schuppen: „ 139,2 μ, „ 72,0 μ.

Die Schuppen trugen 3—5 Processus, die weniger gut ausgebildet waren, wie am normalen Tier. Länge der Processus an den roten Schuppen: 7,5 μ, von den schwarzen 9,6 μ. Ein Sinus war besonders an den schwarzen Schuppen zu beobachten, er zeigte sich teils scharf eingeschnitten, teils abgerundet.

5. Die Puppe ist während der ersten 36 Stunden ihrer Entwickelung 24 Stunden lang in reiner Kohlenatmosphäre gewesen. Die Messungen ergaben an einem auf diese Weise erhaltenen, zur Aberration *ichnusoides* veränderten Falter, für

die roten Schuppen: lang: 126,4 μ, breit: 64 μ,
die schwarzen Schuppen: „ 126,4 μ, „ 65,6 μ.

Die Schuppen trugen 3—5 kurze abgerundete Processus. Diese maßen bei den roten Schuppen 5,1 μ, bei den schwarzen Schuppen 4,2 μ. Sinusbildung der schwarzen Schuppen sehr tief und scharf einschneidend.

6. Die junge Puppe befand sich 24 Stunden lang in Stickstoffatmosphäre, die Messungen am Falter ergaben für

die roten Schuppen: Länge: 129,6 μ, Breite: 60,8 μ,
die schwarzen Schuppen: „ 128,8 μ, „ 76,8 μ.

Die Schuppen waren ganzrandig oder sie hatten 2—5, meist 3 kurze abgerundete Fortsätze. Dieselben maßen bei den roten Schuppen: 5,1 μ, bei den schwarzen: 5,4 μ. Die Processus neigen also auch hier zum Verschwinden. Der Sinus war bei den Schuppen nicht so tief wie bei den Schuppen der im Kohlensäureexperiment erhaltenen Falter.

7. Die Puppen waren während 12 Stunden im luftverdünnten Raum bei 15 mm Hg-Druck. Die roten Schuppen des Falters maßen: Länge: 121,2 μ, Breite: 60,8 μ, die schwarzen ergaben: „ 128,0 μ, „ 76,8 μ.

Processusbildung wie bei 6. Bei den roten Schuppen Länge der Processus: 4,5 μ, bei den schwarzen: 4,8 μ. Die Sinusbildung ist ziemlich tief, teils scharf einspringende Zacken, teils abgerundete Ecken erzeugend.

Es ergibt sich aus dieser Zusammenstellung, dass die längsten Schuppen mit den größten Processus bei den Schmetterlingen erhalten wurden, deren Puppen sich über Schwefelsäure, also in trockener Atmosphäre entwickelt hatten. Durchschnittliche Länge der Schuppe 149,60 μ, des Processus 15 μ. Die kürzesten ergab das Experiment im luftverdünnten Raum, sie maßen 124,8 μ im Durchschnitt und hatten Processus, die durchschnittlich 3,55 μ lang waren. Nicht viel länger waren die Schuppen der aus dem Kohlensäure- und Stickstoffexperiment erhaltenen Falter. Durch Radiumbestrahlung ergaben sich die zweitlängsten Schuppen (133,6 μ). Mit den Schuppen der Normalform verglichen, deren Länge 128,32 μ bei einer Processuslänge von 9 μ betrug, können eigentlich nur die in trockener Atmosphäre gezogenen Schuppen als typisch abgeändert gelten. Wenn wir nur die Processusbildungen berücksichtigen, so fallen ebenfalls die aus dem Schwefelsäureexperiment erhaltenen Schuppen mit ihren spitzen Fortsätzen in erster Linie auf, die um zwei Fünftel länger sind wie die der normalen, andererseits stechen von diesen mit langen Processus versehenen Schuppen die aus den drei Experimenten mit Sauerstoffentziehung (Kohlensäure, Stickstoff, verdünnte Luft) erhaltenen Schuppenformen ab, deren Processus ausnehmend kurz sind, die an Länge kaum mehr wie ein Drittel der normalen Processuslänge erreichen.

Gleichzeitig ist zu ersehen, dass bei *Vanessa urticae* die schwarzen Schuppen die längeren zu sein pflegen und in der Mehrzahl der Fälle auch längere Processus tragen wie die roten Schuppen. Im allgemeinen war auch hier mit dem Zurückgehen der Processusbildungen eine Vertiefung des Sinus an der Schuppenbasis zu konstatieren.

Noch mehr in die Augen fallende Ergebnisse erhielt Federly, als er den Einfluss der verschiedenen Temperaturen auf die Schuppenbildung im Schmetterlingsflügel studierte. Federly[1]) fand, wenn die zum Versuch verwendeten Puppen während ihrer Entwickelung mäßigen Wärme- oder Kältegraden ausgesetzt worden waren, dass die Schuppen der ausschlüpfenden Falter, größer, breiter, und processusärmer wurden. Wirkte die Wärme längere Zeit auf die Puppen ein, so entstanden kleinere Schuppen, die sich ebenfalls durch kurze Fortsätze auszeichneten.

Wurden die Schmetterlingspuppen, statt mäßiger Wärme, Hitzetemperaturen über 39° ausgesetzt, so waren die Schuppen spärlich und schlecht entwickelt. Die Form war bei allen lang und schmal, das Verhalten des Corpus zu den Processus war verschieden, bei einzelnen Exemplaren zeigten sich die Schuppen ähnlich wie die Haarschuppen nach vorne zugespitzt, bei anderen trugen sie sehr

1) Lepidopterologische Temperaturexperimente mit besonderer Berücksichtigung der Flügelschuppen. Festschr. f. Palmén. Helsingfors 1905.

lange und feine Fortsätze und selten mehr wie drei. Bei noch intensiverer Hitzewirkung zeigte sich die Beschuppung ganz degeneriert. Die Schuppen kommen in solchen Fällen nur vereinzelt ohne Ordnung auf den Flügeln vor, am zahlreichsten auf den Rippen am Flügelvorder- und -außenrand. Die Form der Schuppen war ganz unregelmäßig, wie die Abbildung eines Flügelstückes von *Lymantria dispra* ♂ deutlich zur Anschauung bringt. Man findet lange und schmale Schuppen neben kurzen und breiten, alle ohne deutlichen Processus, viele am Vorderrand wie zerrissen aussehend. Bei *Saturnia pavonia* wurde die Schuppenform gespaltenen Haaren ähnlich. Es ist sehr bemerkenswert, dass sich aus dem Frostexperiment Falter entwickelten, deren Schuppen in ganz ähnlicher Weise verändert waren, wie diejenigen, die sich unter dem Einfluss großer Hitze gebildet hatten. Die Schuppen waren gleichfalls reduzierte schmale Gebilde geworden und standen undicht. Damit ist bewiesen, dass extreme Temperaturgrade, die auf die jungen Schmetterlingspuppen einwirken, nicht nur die Zeichnung und Färbung der Falter, sondern auch das Wachstum der Schuppen in analoger Weise beeinflussen, in beiden Fällen wird die Schuppenbildung unterdrückt, die einzelnen Schuppen bleiben auf einer sehr frühen ontogenetischen Stufe, auf der der Haarschuppe, oder der mit langen spitzen Processus versehenen dünnwandigen Schuppe stehen. Mäßige Wärme und Kälte befördert dagegen die Schuppenentwickelung, das Schuppencorpus wird breit, die Fortsätze bilden sich zurück. Verkleinerung der Schuppen erreichte Federly durch länger andauernde Wärmeexposition, es fand aber auch hier gleichzeitig eine Reduktion des Processus statt, was einer fortschrittlichen Entwickelungsrichtung entspricht. Die durch länger andauernde Wärmewirkung erhaltenen Schuppenformen entsprechen ziemlich genau den Veränderungen, die ich durch Sauerstoffentziehung in den Kohlensäure- und Stickstoffexperimenten und im luftverdünnten Raum erhalten habe, auch hier hatten die Schuppen die Processus verloren und waren kleiner geworden. Die auffallende Schuppendegeneration im Hitze- und Frostexperiment erinnern an die Schuppenabnormitäten, die sich in meinen Versuchen ergeben hatten, wenn ich die Puppen ihre Entwickelung in reiner Sauerstoffatmosphäre durchmachen ließ. In beiden Fällen handelt es sich offenbar um eine schwere Schädigung der Schuppenzellen und der Chitinbildung, die zu der Entstehung von pathologischen Schuppenformen mit ausgesprochen regressivem Charakter führen.

Wenn wir die Ergebnisse der vorstehenden Untersuchung nochmals kurz zusammenfassen, so kommen wir zu dem Schlusse, dass sich während der Ontogenese, wenigstens bei *Papilio podalirius*, die zuerst haarförmigen, schmalen, lanzettförmigen Schuppen in solche mit spitzigen Processus verwandeln, dass während des

weiteren Wachstums die Fortsätze mehr und mehr verschwinden und schließlich zu einer ganzrandigen Schuppenform überführen. Dieser Umbildungsprozess vollzieht sich in seinem vollen Umfang oder nur in beschränkterer Weise bei allen Flügelschuppen des Segelfalters. Mit dem Schwinden der Processus am Schuppenvorderrand bildet sich häufig ein deutlicher Sinus an der Schuppenbasis.

Die Schuppen wachsen während ihrer ganzen Entwickelung. An der Flügelunterseite scheint die Wachstumsenergie eine größere zu sein wie an der Oberseite, das lehrt uns die Entwickelung der orangegelben und blauen Schuppen in der Umgebung des Afterflecks. Aus diesem Verhalten erklärt sich auch die längst beobachtete Erscheinung, dass die Schuppen auf der Unterseite der Flügel die der Oberseite an Größe übertreffen.

Äußere Einflüsse, die geeignet sind, den Stoffwechsel der Schmetterlingspuppe zu alterieren, verändern unter Umständen in sehr ausgesprochener Weise die Form der Flügelschuppen. Das Ergebnis solcher Einflüsse besteht entweder in der Ausbildung ontogenetisch hochentwickelter Schuppen (Atmung in Kohlensäureatmosphäre, in Stickstoff oder im luftverdünnten Raum), oder aber in der Erhaltung primitiver Schuppenformen (haarförmige Gebilde bei Hitze- und Frostexperimenten) und der Erzeugung einer allgemeinen oder beschränkten Schuppendegeneration.

Die Membrana basilaris im Papageienohr und die Helmholtz'sche Resonanztheorie.

Von Alfred Denker, Erlangen.

Unter den verschiedenen Lehren, welche den Modus der Übertragung der Bewegungen des Labyrinthwassers auf das Corti'sche Organ und die Endausbreitung des Nervus acusticus behandeln, dürfte auch heute noch die Helmholtz'sche Resonanzhypothese die meisten Anhänger haben. Nach dieser Theorie wird bekanntlich angenommen, dass die in der Membrana basilaris radiär ausgespannten, elastischen Fasern ein System von Saiten darstellen, von denen jede auf einen bestimmten Ton abgestimmt ist; trifft dieser Ton nun das Ohr, so wird die entsprechende Partie der Basilarmembran in Mitschwingungen versetzt, und diese Bewegungen werden auf die mit derselben in Verbindung stehenden Nervenfasern übertragen.

Will man die Richtigkeit dieser Hypothese anerkennen, so müssen vor allen Dingen zwei Voraussetzungen erfüllt werden: es muss erstens eine genügend große Anzahl von Radiärfasern vorhanden sein, um das Unterscheidungsvermögen des menschlichen Ohres für die zahlreichen, verschieden hohen perzipierten Töne zu

erklären; und zweitens muss die Länge der Radiärfasern — bei gleicher Spannung derselben — von dem höchsten bis zum tiefsten Tone außerordentlich zunehmen. Was den ersten Punkt betrifft, so wird die Zahl der elastischen Fasern auf der 33,5 mm langen Membrana basilaris des Menschen von Retzius auf etwa 24000, von Hensen auf 13400 geschätzt; dies würde nach den Ausführungen Schäfer's[1]) im Nagel'schen Handbuch der Physiologie des Menschen in Anbetracht der größeren Unterschiedsempfindlichkeit in der mittleren Tonregion nicht ganz ausreichen, um für jede einzelne unterscheidbare Tonhöhe eine besondere Faser verfügbar zu machen, doch sei zu bedenken, dass die Unterschiedsempfindlichkeit nach den Enden der Skala, zumal nach dem oberen hin, sehr viel geringer ist; man darf deswegen wohl annehmen, dass bezüglich der erforderlichen Zahl der Radiärfasern die Helmholtz'sche Hypothese genügend gestützt erscheint. Wie steht es nun mit dem zweiten Punkt, mit der Differenz in der Länge der Fasern? Durch die funktionelle Prüfung mit der Bezold'schen kontinuierlichen Tonreihe können wir den bestimmten Nachweis liefern, dass das menschliche Ohr von der unteren bis zur oberen Hörgrenze mehr als 11 Oktaven zu perzipieren imstande ist.

Nehmen wir nun zunächst einmal an, dass die Dicke und die Struktur sowie die Spannung und die Belastung der einzelnen Radiärfasern eine annähernd gleiche ist, so müsste die Länge derselben von dem höchsten Ton an durch die 11 Oktaven hindurch in geometrischer Progression zunehmen, da die einem bestimmten Ton entsprechende Saite doppelt so lang sein muss als die Saite, welche auf denselben Ton in der nächstfolgenden Oktav abgestimmt ist. Wenn man demnach die Länge der Faser, welche bei dem Erklingen des Tones a^8 mitschwingt, mit 1 bezeichnet, so muss die Länge der dem Ton a^7 entsprechenden Faser mit 2, die Länge der dem Ton a^6 entsprechenden Faser mit 4 bezeichnet werden u.s.w. in geometrischer Progression; setzt man diese Berechnung durch die 11 vom menschlichen Ohr perzipierbaren Oktaven fort, so erhalten wir bei dem A der Subkontraoktave die Zahl 1024, d. h. diese Faser müsste 1024mal so lang sein, als die auf den Ton a^8 abgestimmte Faser. Vergleicht man nun mit den gefundenen Werten die durch Messungen festgestellte wirkliche Differenz in der Länge der Basilarfasern, so lässt sich eine Übereinstimmung keineswegs konstatieren. Nach den Untersuchungen Hensen's beträgt die Breite der Membrana basilaris beim Neugeborenen im Anfangsteil der Schnecke 0,04125 mm, an der Spitze 0,495 mm; sie nimmt also etwa um das Zwölffache, d. h. — wenn wir die in

1) K. L. Schäfer, Der Gehörssinn. Handbuch der Physiologie des Menschen von W. Nagel, Bd. III, 2. Hälfte, S. 565.

der Basilarmembran ausgespannten elastischen Fasern als eine in gleichmäßiger Zunahme sich vergrößernde Anordnung musikalischer Saiten auffassen wollen — durch die 11—12 Oktaven hindurch annähernd in arithmetischer, nicht aber in geometrischer Progression an Länge zu. Wollen wir demnach an der Auffassung der Membrana basilaris als einer Skala von Resonatoren festhalten, so erscheint es notwendig, als Erklärung für die Unterschiedsempfindlichkeit des Ohres durch die ganze perzipierte Tonskala hindurch außer der verschiedenen Länge der Radiärfasern eine Differenz in ihrer Spannung, in ihrer Belastung und vielleicht auch in ihrer Dicke anzunehmen. Ob wir jemals durch Untersuchungen eine Aufklärung über die Spannungsverhältnisse der Membrana basilaris am Lebenden erhalten werden, dürfte mehr als fraglich sein, da wir die Möglichkeit von postmortalen Veränderungen nicht ausschließen können, und durch die Präparationsmethoden Beeinflussungen sehr leicht möglich sind. Auch eine Prüfung der Verschiedenheit in der Belastung der Membrana basilaris und ihrer elastischen Fasern dürfte gewiss auf große technische Schwierigkeiten stoßen; die Belastung besteht abgesehen von den endo- und perilymphatischen Flüssigkeiten, die die Membran auf beiden Flächen begrenzen, in dem auf ihr ruhenden Stützapparat und der Endausbreitung des Nervus cochlearis. Man könnte sich nun wohl vorstellen, dass durch sorgfältige, durch die verschiedenen Windungen hindurch ausgeführte Messungen der Größenverhältnisse der Corti'schen Pfeiler und der übrigen Zellen sowie ihrer Ausdehnung über die Basilarmembran sich Anhaltspunkte gewinnen lassen würden für die Annahme einer Verschiedenheit in der Belastung der Saiten. Auch scheint mir die Möglichkeit einer Feststellung der Dickenverhältnisse der Faser nicht ausgeschlossen.

Will man am menschlichen Gehörorgan Studien in dieser Richtung vornehmen, so ist die Herauslösung der ganzen Basilarmembran nötig, um vergleichende Untersuchungen anstellen zu können. Dieses Herauspräparieren der Basilarmembran aus seiner knöchernen Umgebung erfordert große Übung, eine ruhige Hand und gute Augen und ist am menschlichen Ohr wohl nur am Neugeborenen möglich. — Wesentlich einfacher dagegen gestaltet sich die Isolierung des Ductus cochlearis bei denjenigen Tieren, bei welchen der Hohlraum, in dem sich die Endausbreitung des Nervus cochlearis befindet, sich nicht schneckenartig aufwindet, sondern wie ein annähernd geradlinig verlaufendes, zylindrisches Rohr gestaltet ist. Dieses ist der Fall beim Gehörorgan der Vögel.

Meine vergleichend-anatomischen Untersuchungen haben mich seit zwei Jahren von dem Säugetierohr zu dem Gehörorgan der Vögel geführt; und unter diesen hat mich die Untersuchung des Ohres desjenigen Tieres am meisten beschäftigt, welches nicht nur

in anatomischer, sondern vor allem auch in physiologischer Beziehung unser Interesse geradezu herausfordert: das ist das Papageienohr.

Dieses Interesse ist hauptsächlich begründet in der Tatsache, dass der Papagei fast das einzige Tier ist, von dem wir mit absoluter Sicherheit wissen, dass es die menschliche Sprache hört. Wir können vermuten, dass die Säugetiere, deren Gehörorgan dem Menschenohr fast vollständig gleicht, die Sprachlaute zu vernehmen vermögen, aber die wirklich erfolgte Perzeption lässt sich nachweisen nur bei dem Tier, welches, wie der Papagei, die gehörten Worte reproduziert, sie nachspricht.

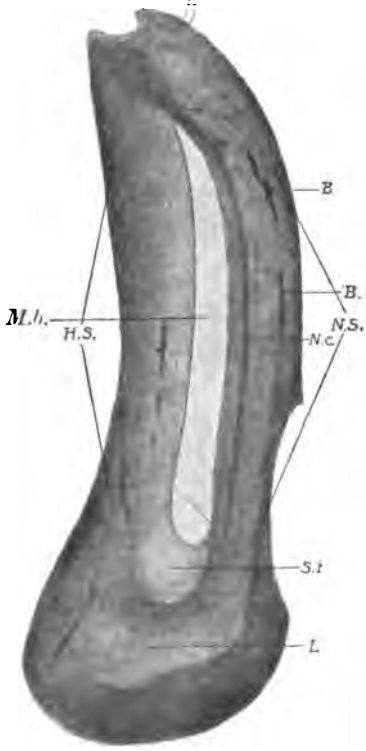
In einer anatomisch-physiologischen Studie, die noch in diesem Jahre als Monographie erscheinen wird, werde ich die Gesamtergebnisse meiner Untersuchungen niederlegen; im nachstehenden soll nur berichtet werden über die in der Membrana basilaris ausgespannten elastischen Fasern und über die Möglichkeit, die gefundenen anatomischen Verhältnisse in Einklang zu bringen mit der Helmholtz'schen Resonanzhypothese.

Wie überall im inneren Ohr der Vögel, lässt sich auch beim Papagei eine mit dem Vorhofsfenster kommunizierende Scala vestibuli, eine mit dem Schneckenfenster in Verbindung stehende Scala tympani und ein zwischen beiden Skalen liegender endolymphatischer Raum, der Ductus cochlearis, unterscheiden. Der letztere wird gegen die Vorhofstreppe abgegrenzt durch das Tegmentum vasculosum (Membrana Reissneri) und ist von der Paukentreppe getrennt durch die Membrana basilaris. Während die Basilarmembran beim Menschen ausgespannt ist zwischen dem äußeren Rande des Labium tympanicum der Crista spiralis und der Crista basilaris des Ligamentum spirale, ist dieselbe im Vogellabyrinth befestigt in einem Rahmen von knorpelartiger Struktur, der sich vom oberen Anfang der Schnecke bis herunter zur Lagena erstreckt und der knöchernen Labyrinthkapsel anliegt.

Und zu einer richtigen Vorstellung über die Längen- und Breitenverhältnisse der Membrana basilaris und den Verlauf und die Länge der in derselben ausgespannten Radiärfasern zu gelangen, war es erforderlich, den Knorpelrahmen in toto unverletzt herauszupräparieren.

Diese Aufgabe wird wesentlich erleichtert durch den Umstand, dass die knöcherne Schneckenkapsel als ein annähernd zylindrisches Rohr sich ohne größere Schwierigkeit aus der umgebenden Spongiosa isolieren lässt; die weitere Herausschälung des Knorpelrahmens durch Abtragung der knöchernen Kapsel gelingt ebenfalls bei einiger Übung mit feinen, scharfen Messerchen, wenn man unter Zuhilfenahme der Binokularlupe arbeitet; nach einigen misslungenen Versuchen, die an minderwertigem Material (Huhn, Ente) vorgenommen

waren, war ich imstande, an sechs Papageienlabyrinthen den Knorpelrahmen mit dem Ductus cochlearis nach seiner Abtrennung vom Ductus reuniens wenigstens annähernd unverletzt herauszubringen. Die Präparate stammen von Tieren, die kurze Zeit nach dem Tode in meine Hände gelangten und waren in 70% Alkohol aufgehoben. Die weitere Behandlung war folgende: Überbringung in 50% Alkohol, dann in 35% und schließlich in Aq. destill.; darauf Färbung in sehr dünner Delafield'scher Hämatoxylinlösung. Bei der Betrachtung zeigte sich nun, dass die Einzelheiten in der Membrana basilaris auch nach Entfernung des Nervus cochlearis durch das stark gefärbte, gefäßreiche Tegmentum vasculosum hindurch und ebenso von der tympanalen Fläche her nicht zu erkennen waren. Es musste daher das Tegmentum vasculosum entfernt werden; die Lösung dieser heiklen Aufgabe, der ich mich selbst nicht ganz gewachsen fühlte, ist den Händen meines verehrten Kollegen, Prof. Fleischmann, gelungen; eine stellenweise Abreißung der Membrana basilaris ließ sich zwar nicht vermeiden, jedoch ließ sich durch Kombination aus den vier vorhandenen Präparaten ein vollkommenes Bild, wie es untenstehend gezeichnet ist, herstellen[1]). Da die Färbung mit Hämatoxylin für die Darstellung der Radiärfasern nicht recht genügte, wurde dieselbe nach vergeblichen Versuchen mit Vesuvin und Orcein in befriedigender Weise erreicht mit einer 1%igen alkoholischen Lösung von Kongorot. Die Präparate wurden in steigendem Alkohol nachgehärtet, in Xylol aufgehellt und im Pappschutzrähmchen unter Deckglas in Kanadabalsam eingebettet.



Ansicht der in einem Knorpelrahmen ausgespannten Membrana basilaris im Papageienohr, von der tympanalen Fläche gesehen. H.S. Hinterer Schenkel. M.b. Membrana basilaris mit den Basilarfasern. B. Blutgefäße im Knorpelrahmen. N.S. Nervenschenkel. N.c. Durchtrittsstelle des abgeschnittenen Nervus cochlearis durch den Nervenschenkel. S.t. Blindsack der Scala tympani. L. Lagena.

Betrachten wir nun an der Hand der beigefügten Zeichnung zunächst die Befestigungsverhältnisse der Membrana basilaris, so sehen wir, dass die dieselbe einschließenden Knorpelschenkel sowohl

1) Es sei hier darauf hingewiesen, dass bereits Retzius in seinem Werke über das Gehörorgan der Wirbeltiere Bd. II, Tafel XVIII, Fig. 2 die Membrana basilaris der Taube abgebildet hat.

nach oben nach dem Vestibulum als nach unten nach der Lagena zu sich vereinigen. Während sie nach oben einigermaßen spitz zulaufen, verbreitern sie sich nach der Lagena zu und bilden hier der Schneckenkapsel anliegend eine Tasche, welche die Macula lagenae mit ihrem Otolithen aufnimmt. Der eine der beiden Knorpelschenkel (in der Zeichnung rechts) wird als Nervenschenkel bezeichnet, da durch ihn hindurch der Nervus cochlearis an die Membrana basilaris herantritt; der andere Schenkel führt den Namen dreieckiger oder hinterer Schenkel und entspricht seiner Funktion nach dem Ligamentum spirale beim Menschen.

Was nun zunächst die Gestalt der in dem Knorpelrahmen ausgespannten Basilarmembran betrifft, so weist dieselbe eine langgestreckte, in sanftem, nach hinten außen leicht konkavem Bogen verlaufende, am unteren Ende abgerundete und oben spitz zulaufende Form auf. Ihre größte Breite befindet sich nahe der Lagena; sie nimmt nach oben bis nahe zum Ende hin fast unmerklich an Breite ab, verjüngt sich alsdann aber bis zur Spitze schnell.

Die Länge der Membran hatte ich nach meinen Serienschnitten auf 2,2 mm eingeschätzt; bei den Messungen an den vier mir jetzt vorliegenden Präparaten jedoch ergab sich eine Länge von 2,6—2,7 mm; die Differenz dürfte sich dadurch erklären, dass die Serienschnitte nicht genau senkrecht zur Längsachse des Schneckenrohres orientiert waren, sondern mehr oder weniger schräg verlaufen sind.

Bei der Besprechung der zwischen den Knorpelschenkeln ausgespannten Fasern, zu der wir jetzt kommen, sei zunächst darauf hingewiesen, dass dieselben nicht genau transversal d. h. senkrecht zur Längsachse des Schneckenrohres ziehen, sondern von dem Nervenschenkel etwas in der Richtung nach oben zu dem hinteren Schenkel hinüberlaufen; die einzelne Faser schließt daher mit dem nach oben von ihr liegenden Stück des Nervenschenkels einen spitzen, mit dem nach oben von ihr befindlichen Teil des dreieckigen Schenkels einen stumpfen Winkel ein. Die Fasern verlaufen nicht ganz geradlinig, sondern sind besonders in der unteren, nach der Lagena zu gelegenen Hälfte schwach S-förmig geschlängelt.

Die Länge der Fasern wurde an drei verschiedenen Stellen gemessen: in der Mitte der Basilarmembran, dann nahe der Lagena an der Stelle, wo die Fasern am längsten sind und ferner an einer nicht weit von dem oberen spitz zulaufenden Ende entfernten Stelle, von der an die Fasern nach oben zu schnell an Länge abnehmen. Die beiden letzten Stellen sind in den Abbildungen durch stärkere Striche hervorgehoben. Die vorgenommenen Messungen hatten folgende durchschnittliche Ergebnisse: die längsten Fasern wiesen eine Länge von 0,50 mm auf, in der Mitte der Membran betrug ihre Länge 0,41 mm und an der oben bezeichneten Stelle nahe dem oberen Ende 0,28 mm.

Durch die darauf gerichtete Betrachtung der Präparate, deren Ergebnis durch die angestellten Messungen eine Bestätigung fand, ließ sich demnach feststellen, dass zwischen der oberen und der unteren Maßstelle, d. h. in einer Strecke, welche etwa drei Viertel der ganzen Länge der Basilarmembran einnimmt, nur eine kaum merkliche, sich ganz allmählich vollziehende Zunahme in der Länge der Fasern von oben nach unten stattfindet, dass dagegen die Länge derselben von den beiden bezeichneten Stellen aus sowohl nach unten als auch nach oben schnell abnimmt. Wir haben es demnach mit einer Anordnung von Fasern zu tun, die an den beiden Enden der Membran eine rasche Zunahme der Länge aufweist, dagegen in dem größeren mittleren Abschnitt nur in sehr geringem Maße an Länge differiert.

Bei der Zählung der vorhandenen Fasern, welche mit Hilfe des Seibert'schen Mikrometerokulars (System III) vorgenommen wurde, zeigte sich, dass die an verschiedenen Partien der Basilarmembran zwischen zwei Teilstrichen angestellten Zählungen nicht ganz gleiche Resultate ergaben, derart, dass in der gleichen Teilstrecke nahe der Lagena 22—23 Fasern, in der oberen Hälfte 25—27 Fasern durchschnittlich gezählt wurden. Die ganze Zahl der im Papageienohr vorhandenen Basilarfasern konnte ich auf etwa 1200 berechnen.

Vergleichen wir zunächst die im vorstehenden kurz skizzierten Untersuchungsergebnisse mit den Befunden am menschlichen Labyrinth, so springt vor allem die große Differenz in der Länge der Membrana basilaris in die Augen; während die Länge der menschlichen Basilarmembran nach Retzius 33,5 mm beträgt, misst die Membrana basilaris im Papageienohr nur 2,6—2,7 mm, die erstere ist demnach mehr als 12mal so lang wie die letztere.

Während die Zahl der Fasern beim Menschen nach Retzius 24000 beträgt, fanden sich im Papageienohr nur 1200, als etwa nur der 20. Teil der im Menschenohr konstatierten.

Was die Länge der Fasern betrifft, so sind die längsten im Papageienohr gefundenen Fasern (0,50 mm) fast genau so lang wie die längsten Fasern der menschlichen Basilarmembran (0,495 mm, Hensen). Auch dürften sich am oberen Ende der Membran beim Papagei Fasern nachweisen lassen von der Länge der kürzesten Fasern (0,04125 mm) im menschlichen Ohre. Jedoch ist bezüglich des Längenverhältnisses der Basilarfasern in beiden Gehörorganen ein grundsätzlicher Unterschied insofern vorhanden, als beim Menschen die Länge derselben von dem Anfang der Basalwindung bis zum apikalen Ende kontinuierlich und gleichmäßig um das zwölffache zunimmt, während beim Papagei in dem größeren Teil der Membran die Zunahme nach der Lagena zu eine sehr langsame, im Anfangsteile dagegen eine sehr rasch sich vollziehende ist.

Ferner findet an dem unteren abgerundeten Ende im Papageienohr wiederum eine Verkürzung der Fasern statt, die am menschlichen Ohre nicht zu konstatieren ist.

Wenn wir uns nun fragen: Lassen sich die gewonnenen Untersuchungsresultate in Einklang bringen mit der Helmholtz'schen Resonanztheorie, können wir auf Grund der festgestellten anatomischen Verhältnisse im Papageienohr ähnlich wie im menschlichen Gehörorgan die Existenz eines mechanischen Hilfsapparates annehmen, dessen einzelne Saiten beim Erklingen eines Tones mitresonieren, so ist zunächst zu bemerken, dass die Grundbedingung dafür — das Vorhandensein einer großen Zahl von Basilarfasern — auch im Ohr der Papageien erfüllt wird. Zwar ist diese Zahl wesentlich geringer als im menschlichen Ohr — sie beträgt unter Zugrundelegung der Hensen'schen Zählung (13400) etwa den 11. Teil, wenn man die Zählung von Retzius (24000) als richtig annimmt, etwa den 20. Teil der menschlichen Basilarfasern; das würde in ersterem Fall annähernd einer Oktave, in letzterem Falle nur etwas mehr als einer halben Oktave entsprechen. Vergleicht man das Verhältnis zwischen Länge der Basilarmembran und der Anzahl der Fasern beim Menschen und Papagei, so erhält man bei letzterem ca. 462 Fasern auf 1 mm der Membrana basilaris, beim Menschen nach der Zählung Hensen's berechnet 400, nach der Zählung von Retzius ca. 713 Fasern auf 1 mm Länge der Basilarmembran.

Wir finden demnach im Papageienohr nur einen relativ geringeren Bruchteil der im Menschenohr vorhandenen Tonskala. Dazu ist jedoch zu bemerken, dass wir keineswegs zu der Annahme berechtigt sind, dass der Papagei ebenso wie der Mensch 11—12 Oktaven zu perzipieren imstande sei. Ferner ist auf die wichtige, von Bezold vor einigen Jahren am Taubstummenohr festgestellte Tatsache hinzuweisen, dass die Perzeptionsfähigkeit für nur eine Quinte — für die Töne vom b der eingestrichenen bis zum g der zweigestrichenen Oktave — vorhanden zu sein braucht, um das betreffende Individuum zu befähigen, die menschliche Sprache durch das Gehör zu erlernen. Auch können wir durchaus nicht ohne weiteres annehmen, dass das Papageienohr die so außerordentlich feine Unterschiedsempfindlichkeit für verschieden hohe Töne besitzt wie das menschliche Ohr; und es muss daran erinnert werden, dass diese Unterschiedsempfindlichkeit ebenfalls beim Menschen außerordentlich differiert.

Betrachten wir nun weiterhin, wie es sich im Papageienohr mit dem zweiten wichtigen Erfordernis der Helmholtz'schen Resonanzhypothese, der Differenz in der Länge der Basilarfasern verhält, so haben wir so gleichmäßige Längenunterschiede, wie wir sie beim Menschen annehmen, nicht konstatieren können. Wir haben eine

mittlere (drei Viertel der ganzen Länge einnehmende) Zone von Fasern mit sehr geringen Längendifferenzen von einer oberen Zone mit schnell in der Länge sich verändernden Fasern und einer unteren Zone mit ebenfalls schneller sich verkürzenden Fasern unterscheiden müssen. Als Erklärung für diese Unterschiede darf man vielleicht anführen, dass beim Papagei ebenso wie beim Menschen die Unterschiedsempfindlichkeit in der Mitte der Skala viel größer ist als an den Enden der Skalen. Das würde wenigstens das differente Verhalten des oberen Teiles der Skala verständlich machen; eine Erklärung für die Abnahme der Faserlänge am unteren Ende nahe der Lagena vermag ich nicht zu geben.

Wenn man nicht die Möglichkeit von postmortalen Veränderungen bezüglich der Spannung der Basilarfasern zugeben müsste, so würde der leicht S-förmig geschlängelte Verlauf derselben den Gedanken nahe legen, dass dieselben nicht genügend gespannt seien, um als schwingende Saiten dienen zu können. Man kann sich jedoch wohl vorstellen, dass durch die Loslösung des Knorpelrahmens von der knöchernen Labyrinthkapsel möglicherweise eine Entspannung der Membrana basilaris in der Querrichtung eintritt, die eine leichte Schlängelung der am lebenden Tier straff gespannten Fasern zur Folge hat.

Wenn wir uns nun, das Gesagte überblickend, nochmals die Frage vorlegen, ob die am Papageienohr gewonnenen Untersuchungsergebnisse sich mit der Helmholtz'schen Resonanzhypothese, d. h. derjenigen Theorie, welche uns bisher einzig und allein die Fähigkeit der Klanganalyse unseres Ohres physikalisch verständlich macht, in Einklang bringen lassen, so darf man dieselbe vielleicht folgendermaßen beantworten: Die in der Membrana basilaris gefundenen, verschieden langen elastischen Fasern gestatten die Annahme, dass dieselben beim Papagei ebenso wie beim Menschen aufzufassen sind als ein mechanischer Hilfsapparat, dessen einzelne Saiten beim Erklingen eines Tones mitschwingen. Wesentliche neue Stützpunkte für die Richtigkeit dieser Hypothese haben sich bei der Untersuchung nicht ergeben; es gibt uns im Gegenteil das Papageienohr noch weitere Rätsel (die relativ kleine Zahl, die ungleichmäßige Veränderung in der Länge und die Schlängelung der Fasern) auf, für die wir wohl eine notdürftige Erklärung, aber keine Lösung gefunden haben.

Berichtigung. „Der in den „Mitteilungen aus der Biolog. Station in Lunz" von Prof. Woltereck (S. 469 dieses Bandes) erwähnte Leipziger Diatomeenforscher heißt nicht, wie dort leider versehentlich gedruckt, Reichert, sondern Hugo Reichelt."

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVI. Bd. 1. September 1906. № 19.

Inhalt: De Vries, Die Neuzüchtungen Luther Burbank's. — Ziegler, Die Vererbungslehre in der Biologie. — Emery, Zur Kenntnis des Polymorphismus der Arten. — Leisewitz, Über chitinöse Fortbewegungsapparate einiger (insbesondere fußloser) Insektenlarven. — Hesse, *Lu lia* in *Bufo vulgaris* Laur. schmarotzend. — Schultze, Zur Frage von dem feineren Bau der elektrischen Organe der Fische.

Die Neuzüchtungen Luther Burbank's.

Von Hugo de Vries.

Die bedeutenden Errungenschaften des Kalifornischen Züchters Luther Burbank, namentlich auf dem Gebiete der Obstkultur, erregen seit Jahren in Amerika ein lebhaftes Interesse. In der letzten Zeit wird auch die Aufmerksamkeit der europäischen Gärtner immer mehr auf ihn gelenkt, und auch in wissenschaftlichen Kreisen erwecken seine Resultate Bewunderung. Die Beziehungen, welche die Entstehung von gärtnerischen Neuheiten zu der Theorie der Artbildung aufweist, sind wohl eine der wesentlichsten Ursachen, weshalb eine genauere Bekanntschaft mit Burbank's Arbeiten für den Biologen von Bedeutung sein dürfte.

Das „Agricultural Department" in Washington hat eine offizielle Berechnung wenigstens für eine der Leistungen Burbank's veröffentlicht. Es teilte mit, dass die Züchtung der nach ihm benannten und von ihm gewonnenen Kartoffelsorte den Ertrag der Kartoffelernte in den Vereinigten Staaten um etwa 17000000 Dollars jährlich erhöht hat. Diese Zahl dürfte ausreichen, um dem Laien eine Einsicht in die Größe der Interessen zu geben, welche hier im Spiel sind.

Ähnliche Verdienste hat sich Burbank in der Obstkultur erworben, und namentlich sind es die Pflaumen, welche von ihm in

zahlreichen Varietäten derart verbessert worden sind, dass die landesüblichen Sorten allmählich überall von seinen Neuheiten verdrängt werden. Die Maynard-Pflaume und die „Alhambra" gehören zu den bekanntesten.

Im Sommer des Jahres 1904 hatte ich die Gelegenheit, Burbank zweimal zu besuchen und unter seiner Leitung seine Kulturen sowohl in Santa Rosa, wo er wohnt, als auch in Sebastopol zu studieren. Auf dem letzteren Gute, das etwa zwei Stunden von Santa Rosa entfernt liegt, findet man die älteren und umfangreicheren Gruppen, während die jüngeren und noch kleineren Stämme, welche aber mehr Aufsicht bedürfen, sich im Garten hinter seinem Hause befinden.

Es ist sehr wichtig, sich darüber klar zu werden, was man bei einem solchen Besuche zu sehen bekommt. Die fertigen Varietäten und Kreuzungsprodukte sieht man selbstverständlich nicht, sie sind bereits längst verkauft und dem Handel übergeben worden. Der Verkauf einer Neuheit schließt das Alleinrecht auf Weiterzüchtung in sich ein, und somit gibt der Züchter dabei alles von der neuen Varietät ab, was er in seiner Kultur hat. Ebenso bekommt man keine, oder nur eine sehr oberflächliche Ansicht über die Bedeutung, welche diese Neuheiten für den Handel und die Großkultur schließlich gewonnen haben. Dazu wäre das Studium der jährlichen offiziellen statistischen Angaben erforderlich. Früher hat Burbank allerdings manche seiner Neuheiten selbst vermehrt und die Bäumchen oder Pflanzen einzeln oder in kleineren Mengen verkauft. Diese Branche ist zwar eintragsreicher und namentlich zuverlässiger als die Neuzüchtung selbst, doch entspricht sie seiner Natur weniger, und deshalb hat er sie aufgegeben, sobald die finanziellen Resultate seiner Hauptbeschäftigung ihm dieses erlaubten. Ganz im Anfang, vor etwa 30 Jahren, hatte er eine gewöhnliche Gärtnerei zur Vermehrung und zum Verkauf von Obstbäumen und Blüthenpflanzen. Diese hat er aber nur benutzt um das erforderliche Kapital zu seinen eigentlichen Studien herbeizuschaffen, und dann aufgegeben.

Fertige Varietäten sieht man demnach jetzt auf seinen Gütern nicht, mit Ausnahme der wenigen, welche grade für den Verkauf bereit sind. Was man sieht, sind also nur die Vorbereitungen für spätere Neuheiten, aber grade dieser Charakter seiner Kulturen macht den Besuch für den Botaniker besonders wertvoll.

Die Züge, welche Burbank im wesentlichen von den meisten Züchtern unterscheiden, welche ich in Europa besucht habe, sind die große Anzahl der Gattungen, welche er gleichzeitig bearbeitet, und der großartige Maßstab, in welchem er die Versuche für jede einzelne Gruppe vornimmt. Die meisten übrigen hervorragenden Gärtner sind in erster Linie Handelsgärtner, die Produktion von Samen und Zwiebeln, von Wurzelstöcken und Stechlingen, oder von

ganzen Pflanzen und jungen Bäumchen ist ihnen die Hauptsache, die Erzeugung von Neuheiten ist eine mit größerer oder geringerer Vorliebe betriebene Nebensache. Burbank widmet sich ganz seinen Selektionen und Kreuzungen, eigentliche Vermehrung betreibt er nicht mehr. Dazu kommt, dass er in der Wahl seiner Versuche sich hauptsächlich von gewissen Idealen und nur nebenbei von Handelsinteressen leiten lässt. Es liegt ihm daran vorzügliche Produkte für bestimmte Zwecke zu erzeugen, ob sie ihm aber Geld einbringen, ist ihm gleichgültig, vorausgesetzt, dass der Ertrag schließlich die Kosten deckt.

Seine Ideale gehen teilweise im allgemeinen auf Hebung der Obst- und Blumenkultur aus, großenteils aber speziell auf die Gewinnung von Varietäten, welche mit einem trockenen Boden zufrieden sind und dadurch große bis jetzt unbebaute Gegenden des halbdürren Westen für die Bebauung zugänglich machen können. Darauf zielen namentlich seine Kaktuszüchtungen und seine Kreuzungen der Pflaumen mit *Prunus maritima*. In bezug auf Blumen strebt er nach harten und billigen und dennoch sehr schönen Varietäten, damit überall die Gärten auch der ärmeren Volksklassen, das ganze Jahr hindurch in üppiger Farbenpracht prangen können.

Selbstverständlich habe ich mich hier auf die wissenschaftliche Seite seiner Versuche zu beschränken. Dabei dürfte es sich empfehlen gewisse allgemeine Gesichtspunkte vorauszuschicken, zu denen ich durch meine Besuche bei mehreren der hervorragendsten Züchter gelangt bin. Im allgemeinen hat man sehr vorsichtig zu sein, wenn man die Erfahrungen der Praktiker für die Begründung wissenschaftlicher Behauptungen benutzen will. Die Praktiker arbeiten nicht im Interesse der Wissenschaft, und die Anforderungen ihrer Kulturen sind damit oft gerade direkt im Widerspruch. Jedermann weiß, dass Darwin mit größtem Erfolg die Erfahrungen der Züchter für seine Theorie verwertet hat. Aber wohl ebenso bekannt ist es, dass diese für ihn nur in ihren großen Zügen zu wesentlichen Stützen geworden sind, während sie ihn im einzelnen vielfach entweder im Stiche ließen oder gradezu auf Irrwege führten.

Es liegt dieses einfach daran, dass der Praktiker nur Interesse hat an dem, was er zustande bringt, nicht aber daran, wie er es erreicht. Er hat somit allen Möglichkeiten die Türe soweit wie möglich offen zu halten, ohne zu beachten, was dadurch hereinkommt. Grade im Gegenteil hat man bei wissenschaftlichen Versuchen alle fremden Möglichkeiten, so gut wie es geht, auszuschließen, aber es ist klar, dass man dadurch seine Aussichten ganz bedeutend einengt. Die Bedeutung dieser Behauptung wird am leichtesten klar bei der Vergleichung praktischer und wissenschaftlicher Kreuzungen. Bei den letzteren wird der Vaterpflanze ebenso genaue Aufmerksamkeit gewidmet als der Mutter, und der Zutritt fremden Pollens wird

aufs sorgfältigste verhütet. Die Beziehung des Bastardes zu beiden Eltern soll über jeden Zweifel erhoben sein. Grade umgekehrt bei praktischen Kreuzungen. Burbank kastriert seine Blüten kurze Zeit bevor sie sich öffnen, mittelst eines Kreisschnittes, der Krone und Staubfäden entfernt. Den Pollen der Vaterpflanze hat er auf einem Uhrglase gesammelt und mitgebracht; ein Teil wird sofort nach dem Kastrieren mit dem Finger auf die noch unreife Narbe gebracht. Darauf wird die Blüte ohne jede Umhüllung sich selbst überlassen.

Diese Methode genügt um in weitaus den meisten Fällen die Kreuzung zu sichern, sie schließt aber die Möglichkeit nicht aus. dass von Zeit zu Zeit Insekten anderen Blütenstaub auf die Narben bringen. Der Erfolg solcher unbeachteten, seltenen Kreuzungen ist nun folgender: Sind ihre Bastarde weniger tauglich als die gewünschten, so werden sie in der nächsten Generation bei der Selektion ausgemerzt und schaden weiter nicht. Offenbar erfordert dieses viel weniger Arbeit und namentlich viel weniger Genauigkeit als eine Einhüllung der Blüten verlangen würde. Die Methode ist also auf dieser Seite einfach und zweckmäßig. Es kann aber auch vorkommen, dass unter den zahlreichen Varietäten der nämlichen Art, die zusammen für die Kreuzungen kultiviert werden, einzelne bessere Bastarde geben als vermutet wurde. Kommt ihr Staub nun zufällig auf die Narben der kastrierten Blüte, so werden in der nächsten Generation die betreffenden Hybriden ganz gewiss ausgewählt und beibehalten werden. Hieraus ergibt sich, dass die offene Tür dem Züchter gewisse Aussichten auf besseren Erfolg eröffnet und somit durchaus empfehlenswert ist. Für den Botaniker ergibt sich aber, dass der Bastard unter einem falschen Namen beschrieben wird, denn er hat einen unbekannten Vater und nicht den angeblichen.

Diese Sachlage ist nun eine ganz normale. Die Mütter der Bastarde sind bekannt, über die Väter ist in schwierigen Fällen meist ein Zweifel gestattet. Als Beispiel führe ich an, dass Beddinghaus, der die ersten Kreuzungen von *Gladiolus* ausführte. als Mutter seiner Hybriden *G. psittacinus* und als Vater *G. cardinalis* nennt. Spätere Gärtner fanden dieselbe Kreuzung aber steril und behaupten, dass der betreffende Bastard, der jetzt allgemein als *G. gandaviensis* bekannt ist, von *G. psittacinus* und *G. oppositiflorus* abstammt. Die gärtnerischen Stammbäume dürfen also für wissenschaftliche Zwecke nur mit Vorsicht benützt werden. Ich habe mehrfach gesehen, wie der Staub der verschiedensten Varietäten auf die Blüten desselben Schirmes oder derselben Traube gebracht wurde, und es fällt wohl keinem Züchter ein, die einzelnen Kreuzungen dabei getrennt zu halten.

Dieser Art des Verfahrens entsprechen die Notizen und Tage-

bücher. Oft geben sie die Mütter genau, die Väter nur andeutungsweise an, oder greifen aus der Menge der Pollenpflanzen eine oder zwei heraus. Sie werden meist nur im Interesse der Handelskataloge gehalten, und sind dementsprechend kurz.

Burbank züchtet fast ausschließlich Neuheiten mit vegetativer Vermehrung. Von Samenpflanzen hat er nur ganz vereinzelte. Daraus geht hervor, dass die Erblichkeit der Charaktere oder ihrer Kombinationen, durch Samen, für ihn keine Bedeutung hat. Ob irgendeine Abweichung durch Mutation oder durch fluktuierende Variation entstanden ist, ist ihm durchaus gleichgültig; auch gelten ihm die extremen Varianten der letzteren ebensoviel wie die scharf getrennten elementaren Arten. Variabilität ist ihm die Hauptsache, da sie das Material zu seinen Selektionen liefert, welcher Art sie aber ist, ist gleichgültig.

Genau so ist es bei den Bastarden. Man kreuzt teilweise mit dem Zwecke, bestimmte Eigenschaften aus zwei getrennten Formen in eine einzige zusammenzubringen, oder wie es heißt, um die Vorzüge einer Art auf eine andere zu übertragen. Teilweise kreuzt man einfach, um die Variabilitat zu erhöhen und so ein ausgedehnteres Material für die Selektionen herbeizuschaffen. Wie dann die Variabilität erhöht wird, ist wiederum gleichgültig. Die Gesetze der Bastarde und die durch Kreuzungen bewirkten Spaltungen und Kombinationen von Eigenschaften sind jetzt ein Hauptgegenstand des wissenschaftlichen Interesses, der Praktiker aber zielt nur auf möglichste Variabilität hin, und auch unter seinen Hybriden sind die Äußerungen der fluktuierenden Veränderlichkeit für ihn gleichwertig mit den übrigen. Ihm liegt am meisten daran, die Merkmale möglichst vieler Arten, sechs oder häufig acht und vielleicht mehr, so durcheinander zu arbeiten, dass ein unerschöpfliches Chaos von Kombinationen entsteht. Daraus kann er dann das Beste wählen, ohne sich über den Ursprung jeder einzelnen Verbindung zu quälen.

In großen Zügen und in einzelnen klaren Fällen enthalten die Versuche Burbank's für den Botaniker wichtige Erfahrungen, die meisten Angaben dürfen aber nur mit Rücksicht auf die vorhergehenden Bemerkungen verwandt werden.

Aus diesem Grunde werde ich zuerst einige spezielle Beispiele auswählen, um nachher das Prinzip der Methode: die Erhöhung der Variabilität durch Kreuzung im Interesse einer Selektion aus möglichst reichhaltigem Materiale, näher zu beleuchten.

Einige wenige Versuche beruhen nur auf Selektion, ohne vorhergehende Kreuzung. Oder die Vorbereitungen sind noch nicht so weit gekommen, dass jetzt schon Kreuzungen mit Vorteil ausgeführt werden könnten. In den mir bekannt gewordenen Fällen scheint es dabei jedesmal unsicher zu sein, ob die Wahl zwischen elementaren Arten oder zwischen den Fluktuationen eines einzelnen

Typus stattfindet. Darüber, dass die von ihm kultivierten Arten reich an Unterarten sind, ist Burbank durchaus orientiert, sowohl in bezug auf Kulturpflanzen als auf die wildwachsenden Arten, von denen er manche mit Vorliebe züchtet. Es ist ihm wohl bekannt, dass in verschiedenen Gegenden Kaliforniens die wilden Arten Differenzen aufweisen, welche mit Vorteil zu verwerten sind. Er bringt daher diese Sorten von möglichst vielen Lokalitäten zusammen, um sie zunächst vergleichend zu prüfen und nachher die besten miteinander zu kreuzen. Da es sich aber am Schlusse doch nur um Produkte mit rein vegetativer Vermehrung handelt, sind ihm die Extreme der fluktuierenden Variabilität ebenso willkommen wie die konstanten elementaren Typen, und geben seine Notizen über diese Frage somit keinen Ausschluss.

Einige Beispiele mögen erwähnt werden. Die japanische Quitte oder Loquat (*Eryobotrya japonica*) hat er in großem Umfange ausgesät, schließlich aber nur zwei Bäume beibehalten. Ich sah sie schwer beladen mit den herrlichen, duftenden Früchten. Der eine Baum war die gewöhnliche Form, der andere aber ausgewählt als Träger der größten und saftigsten Früchte. Die Früchte des einen waren so groß wie Kirschen, gelb, säuerlich und mit dünnem Fruchtfleisch um die großen Steine herum. Die Früchte des anderen Baumes sahen aus wie kleine Birnen, größer als Wallnüsse, und da ihr Kern unverändert geblieben war, besaßen sie ein reichliches Fruchtfleisch. Dieses war von süsem Geschmack. Der Baum war reich verästelt und für den Verkauf fertig. Der Käufer wird ihn später ganz zu Topflingen zerschneiden, und so in kurzer Zeit eine große Menge von Bäumchen dem Handel übergeben können. Die blutrote Johannisbeere (*Ribes sanguineum*) ist ein kalifornischer Strauch, welcher in mehreren elementaren Arten in dieser Gegend vorgefunden wird. Bei uns ist sie nur ein Zierstrauch; aber einige ihren Unterarten setzen reichlich Frucht an. Diese unterscheiden sich durch die Größe der Trauben und der einzelnen Beeren, sowie im Grade der Winterhärte. Ich sah eine lange Reihe von Sträuchern schwer mit Früchten beladen, und obgleich diese noch nicht so saftig waren als gewöhnliche Johannisbeeren, so überragten mehrere doch die bei uns reifenden Früchte von *Ribes sanguinea* weit, und zeigten sich dabei durch ein eigenes kräftiges Aroma aus. Frühreife Sorten wurden von Burbank bevorzugt, sowie auch die ertragsreiche klebrige Varietät (*R. s. glutinosa*). Die ganze, aus gemischten Samen gewonnene Gruppe war im höchsten Grade variabel. In derselben Weise versucht Burbank die schönen gelben Beeren der kalifornischen Arten von *Elaeagnus* zu einer neuen eßbaren Frucht zu machen. Ein letztes Beispiel liefert die Zucht von Brombeeren ohne Stacheln. Ich sah davon eine lange Reihe mit vielen Hunderten von stachellosen Pflanzen. Woher die Samen stammten,

weiß ich nicht, aber in hölzernen Kästen stand die Saat, welche in bezug auf Stacheln den größtmöglichen Grand von Variabilität aufwies. Jedesmal wurden die bewaffneten Keimlinge ausgemerzt und die unbewaffneten ausgepflanzt, und von diesen war selbstverständlich die Mehrzahl auch im späteren Leben ohne Stacheln. Nachher sollten sie nach den Früchten sortiert und die besten unter ihnen als stachellose Varietäten der entsprechenden Sorten in den Handel gebracht werden.

Eine zweite Gruppe von wichtigen Ergebnissen bilden die konstanten, und somit durch Samen vermehrbaren Bastardrassen. Sie bieten dem Züchter kein gewünschtes Material, sind aber für den Botaniker um so wichtiger. Sie scheinen im ganzen und großen selten zu sein, und neben den von Kerner beschriebenen wildwachsenden Typen sind nur eine geringe Anzahl künstlicher, konstanter Hybriden bekannt. Ich führe nur die Gattung *Anemone* an, von der Janczewski einige derartige Fälle beschrieben hat. Zwei solche Rassen hat Burbank in der Gattung *Rubus* erhalten, und zwar durch die Kreuzung wildwachsender konstanter Arten. Er kreuzte die kalifornische „Dewberry" (*Rubus californicus*) mit der sibirischen „Raspberry" (*Rubus sibiricus*). Die erstere ist eine kleine Art von Brombeeren, während die letztere mit den Himbeeren verwandt ist. Beide haben aber unbedeutende Früchte und in dieser Hinsicht überragt der Bastard seine beiden Eltern so weit, dass er eine gute Handelssorte geworden ist. Er ist unter dem Namen *„Primus-berry"* eingeführt worden. Eine ähnliche Abstammung hat eine andere von Burbank erhaltene Bastardrasse, welche jetzt als *„Phenomenal-berry"* verkauft wird. Beide sind bei Aussaat konstant[1]).

Eine dritte Gruppe von Tatsachen bezieht sich auf die Frage, ob durch Kreuzungen nicht nur neue Kombinationen, sondern gelegentlich auch ganz neue Eigenschaften entstehen. Die Reklame vieler Züchter behauptet bekanntlich das letztere. Burbank aber versicherte mir, dass in seiner ausgedehnten Erfahrung ein solcher Fall nicht vorgekommen sei. Über die einzelnen Fälle, welche in seinen Katalogen für eine solche Annahme zu sprechen schienen, habe ich ihn dann gebeten, mir seine Erfahrung mitzuteilen. Es kommt stets darauf hinaus, dass er die neue Eigenschaft in irgendeiner wildwachsenden oder in der Kultur vergessenen Form entdeckt und sie dann auf seine Rasse übertragen hat. Genau so verhält es sich ja auch in den älteren, ausreichend bekannten Fällen. Lemoine in Nancy hat sehr zahlreiche gefüllte Fliedern durch Kreuzung

1) In der Praxis bedeutet aber „konstant" sehr oft nur, dass unter den Nachkommen eine genügende Anzahl den Eltern gleicht, um nach Selektion die Rasse rein zu erhalten. Zwischen Atavismus und Vicinismus wird bekanntlich meist nicht unterschieden.

erhalten, aber nur dadurch, dass er anfangs einen Baum der *Syringa azurea plena* gekauft und zu seinen Versuchen benutzt hat. Die Anzahl der durch Kreuzung entstandenen Kaktus-Georginen ist eine außerordentlich große, alle verdanken sie aber das betreffende Merkmal einer einzigen aus Mexiko eingeführten Pflanze. Die Kunst des Gärtners ist es, solche vielversprechende Ausgangspunkte ausfindig zu machen. Burbank erhielt durch Kreuzung eine Reihe von Varietäten von weißen Brombeeren, „*white blackberries*“, wie es im Englischen heißt; ihre Früchte waren groß, saftig und süß und die Stauden reich tragend. Ihre weiße Farbe erhielten sie aber von einer weißen Varietät der kalifornischen Brombeere, welche zwar selten ist, aber doch hier und dort im Freien vorkommt. Von *Heuchera micrantha*, einer kleinblütigen Art der Wälder hat Burbank irgendwo in Kalifornien eine *varietas crispa* aufgefunden, und jetzt kreuzt er diese mit der *H. sanguinea*, der bekannten rotblütigen Art unserer Gärten. Die großblumigen Kultursorten von *Canna* sucht er durch Kreuzung mit *Canna flaccida* zu verbessern u. s. f. Wichtige Beispiele sind ferner sein stachelloser Kaktus und seine steinlose Pflaume. Von beiden konnte ich die Kulturen studieren, aber für den Handel sind sie noch nicht reif. Die erstere Art ist eine Opuntia, deren große Scheiben ganz unbewaffnet sind, eine nahezu 2 m hohe, reich verzweigte Staude. Man ist erstaunt, wenn man ohne irgend eine Unannehmlichkeit sich die Scheiben über die Wangen reibt. Der Verlust ist aber dennoch kein vollständiger und es gelang mir ganz vereinzelte Stacheln aufzufinden. Die Stacheln sind bei den Opuntien bekanntlich häufig von zweierlei Art, jede von beiden Arten kann gelegentlich fehlen, und es kommen auch Arten ohne Stacheln vor. Durch die Kreuzung dieser seltenen Formen mit den gewöhnlichen großscheibigen Sorten wurde Burbank's stachelloser Kaktus erhalten. Der Zweck dabei war, eine Pflanze zu züchten, welche in den dürren Wüsten Südkaliforniens auch ohne Irrigation eine Kultur ermöglichen würde, denn die Opuntien sind, abgesehen von den Stacheln, ein vorzügliches Viehfutter.

Pflaumen ohne Stein sind etwas sehr auffallendes. Ihr Same liegt nackt im Fruchtfleisch, höchstens findet man hier und dort noch einige winzige Überreste des Steinkerns vor. Man beisst ruhig durch das Fleisch und den Samen hindurch. Ohne Zweifel werden sie einmal eine sehr beliebte Verbesserung werden, sobald es gelungen sein wird, ihren Charakter mit dem der käuflichen Sorten zu verbinden. Augenblicklich sind sie zwar schmackhaft, aber noch klein. Die Bäume, welche ich bei Burbank sah, waren durch Kreuzung gewonnen. Auf meine Frage, wie er die betreffende Eigenschaft bekommen habe, antwortete er, dass vor längerer Zeit in Frankreich eine „*prune sans noyau*“ kultiviert worden sei. Sie

wurde aber wegen ihrer unansehnlichen Früchte nahezu ganz vernachlässigt. Es sei ihm gelungen, einige Bäumchen zu kaufen, und mit diesen habe er seine Kreuzungen angefangen.

Diese Mitteilungen sind deshalb wichtig, weil sie uns den meist verborgenen Ursprung neuer Qualitäten bei züchterischen Kreuzungen kennen lehren, und uns deshalb warnen, bei anderen Beispielen, wenn die betreffende Angabe fehlt, in unseren Voraussetzungen und Erklärungsversuchen vorsichtig zu sein.

Ich komme jetzt zu der letzten und größten Gruppe der Burbank'schen Kulturen, deren Prinzip darin beruht, dass er die Variabilität durch Kreuzungen soweit wie möglich zu steigern versucht, um aus den Tausenden von verschiedenen Individuen die besten auszuwählen. Wie die Kreuzung die Variabilität erhöht, ist eine Aufgabe für umfangreiche Untersuchungen. Der Züchter benützt dazu hauptsächlich zwei Wege, erstens die Kreuzung bereits stark variierender Sorten, oder doch einer solchen mit einer neu eingeführten konstanten Art, und zweitens die Verbindung von mehr als zwei Eltern zu einer Bastardrasse. Ob das betreffende Variieren darin besteht, dass die Art reich an elementaren Arten ist, oder vielleicht mutiert oder fluktuierend variiert, oder ob der Formenreichtum von vorhergehenden Kreuzungen herrührt, ist ihm dabei selbstverständlich gleichgültig. Unter Bastardrasse versteht man in der Praxis meist die ganze Gruppe von durch zahllose einzelne Kreuzungen innerhalb eines Haupttypus nebeneinander erhaltenen Hybriden.

Zwei Punkte sind also von hervorragender Wichtigkeit, der Umfang der Versuche und die Auswahl der besten. Von Pflaumen wählt Burbank aus 300000 Hybriden, welche in Gruppen auf größeren Bäumen gepfropft sind. Es war ganz merkwürdig, jeden einzelnen Baum der großen Bastarde 40—50 und mehr verschiedene Arten von Früchten tragen zu sehen. Seine Brombeeren hat er aus 60000 Hybriden ausgewählt, seine Rosen aus 15000. Von *Lilium tigrinum*, dieser prachtvollen hohen, in Kalifornien wildwachsenden Art, hat er über 100000 Bastarde zum Blühen gebracht, u. s. w. Es ist deutlich, dass unter solchen Zahlen die Aussicht auf einzelne ganz ausgezeichnete Varietäten eine ausreichend große ist. Um eine Vorstellung von diesen Zahlen zu geben, teile ich mit, dass die erwähnten 60000 hybriden Brombeeren, nach Auswahl der allerbesten, in voller Frucht ausgerodet, auf einen Haufen gebracht und nach vorläufigem Trocknen verbrannt worden sind. Der Haufen war über 20 m lang und breit und nahezu 10 m hoch. In einigen Jahren hat er von verschiedenen Arten 10—15 solche Haufen verbrannt.

In der Auswahl zeigt sich aber erst wirklich das Genie des Züchters. Die Selektion findet teils nach den direkt wahrnehmbaren Eigenschaften, teils nach den korrelativen Merkmalen statt.

Es handelt sich aber darum, nicht nur beurteilen zu können, ob eine Frucht beim Publikum als besser schmeckend Eingang finden wird, sondern gleichfalls um alle übrigen Eigenschaften. Sie muss ertragsreich sein, widerstandsfähig gegen Krankheiten, nicht zu anspruchsvoll und namentlich geeignet für die Verpackung und den Transport über große Entfernungen. Für alle diese Eigenschaften hat Burbank einen scharfen Blick, welcher einem Laien, wie mir, unverständlich, für seinen Erfolg aber durchaus entscheidend ist. Hätte ich an jenem Tage die vielen Hunderte von Arten von Pflaumen vergleichend beurteilen müssen, ich wäre mit dem Kosten allein nicht fertig gekommen. Burbank aber erklärte mir, dass seine jahrelange Erfahrung mit einer kleinen Reihe von Hauptkulturen ihn in den Stand gesetzt habe, seine Selektionen auszuführen. Für jede neue Gattung müsse er sich aber erst auf den betreffenden Punkten einüben.

Bisweilen gibt eine Kreuzung gar keine verwertbaren Resultate. So erhielt er unter Tausenden von Samen von *Nicotana*, nach Bestäubung mit *Petunia*, einen einzigen lebensfähigen Keim. Die betreffende Pflanze, welche er *Nicoltunia* nannte, war einjährig und steril und konnte nicht vegetativ vermehrt werden. Sie ging somit einfach zugrunde. Auf die Narben einer Brombeere brachte er den Staub aller ihm zugänglichen Rosaceen und erhielt ein buntes Gemisch von Formen, unter denen aber nicht eine einzige die Mühe lohnte, beibehalten zu werden. *Papaver orientale* macht mit dem Staub von *P. somniferum* keine Samen, wohl aber die umgekehrte Verbindung. Die Bastarde, welche ich sah, gehörten der zweiten Generation, nach teilweiser Befruchtung mit den Eltern an, sie waren sowohl in ihren Blättern als in ihrer Fruchtbarkeit im höchsten Grade variabel. Stark variabel waren auch die Bastarde anderer Arten derselben Gattung, sowie diejenigen von *Eschscholtzia californica*. Von *Aquilegia* hatte er eine Varietät ohne Spornen mit mehreren anderen Arten gekreuzt. Ob aus diesen und ähnlichen Versuchen etwas Wertvolles herauskommen wird, muss einstweilen der Zukunft überlassen bleiben.

Sehr wichtig ist es für Kreuzungen, die zu verbindenden Typen so zahlreich wie möglich zu sammeln, um dann aus dem vorhandenen Material sofort die am meisten versprechenden Formen für die Kreuzungen anzuwenden. Burbank zeigte mir den Anfang eines solchen Versuches. Von J. M. Thornburg & Co. in New York war eine neue Art von Grassamen, bezw. ein neues Gemisch, unter dem Namen „Perennial sweet scented vernal grass", wohl eine Art von *Anthoxanthum*, in den Handel gebracht. Burbank hatte eine Probe gekauft und ausgesät. Sobald die Keimlinge einige Zentimeter hoch waren, suchte er die gleichförmigen aus und warf sie weg, während er die übrigen auf einem großen Beete auspflanzte.

Die Samen keimten nur nach und nach, und die ausgewählten Exemplare hatten also ein sehr verschiedenes Alter. Unter etwa hundert Pflanzen war schon im Juli ein ganz erstaunlicher Reichtum von Formen sichtbar.

Seine jetzt berühmten großblumigen Shasta-Gänseblumen, von denen jede Blüte ein Blatt dieser Zeitschrift völlig bedeckt, hat er durch Kreuzung der beiden europäischen Arten, *Chrysanthemum Leucanthemum* und *C. lacustre*, mit großblütigen japanischen Arten gewonnen. Von den erstern haben sie eine hohe Variabilität ererbt, aus der namentlich eine Rasse mit röhrenförmigen weißen Zungenblüten herzuleiten ist. Von *Calla* kreuzte er *C. hastata*, die gelbe „Pride of the Kongo", die dunkelgelbe geflektblättrige *C. Elliottiana*, die gelbe purpurn gefleckte *C. Pentlandi*, die rötliche *C. Rehmanni* und die zwerghafte *C. Nelsoni*. Ich bewunderte die langen Reihen der in voller Blüte prangenden Hybriden, die ansehnliche Größe ihrer Kelche und den Reichtum der Formen. Die Abstammung der einzelnen Typen konnte mit größerer oder geringerer Wahrscheinlichkeit aus ihren Merkmalen abgeleitet werden, war aber selbstverständlich nicht weiter bekannt. Zwiebeln von bis über 20 cm Diameter, riesenhafte Blätter und Kolben, das bunteste Farbengemisch auf Blättern und Scheiden bildeten hier ein Material, aus dem ohne Zweifel wichtige Neuheiten werden ausgewählt werden können. Alljährlich wird das Gemisch durch neue Kreuzungen bereichert.

Eine spezielle Aufgabe stellt sich Burbank in der Erzeugung von Freilandpflanzen mit rascher Vermehrung, großen Blumen und üppigem Blütenreichtum. Wie bereits erwähnt gehört es zu seinen Idealen, die Gärtchen der Volksklassen mit billigen und schönen Blumen zu zieren. *Amaryllis* und *Gladiolus* sind unter dem Klima Kaliforniens Gartenpflanzen, welche im Freien ausdauern, wie bei uns Krokus. Er züchtet sie teilweise in bezug auf Größe und Farbenzeichnung der Blüten, wesentlich aber auf Winterhärte und rasche Vermehrung. Es kommt am meisten auf die Anzahl von Nebenzwiebeln an, welche eine Pflanze jährlich erzeugen kann. Denn die reiche Vermehrung wird sie schließlich ganz billig machen und somit allgemein einführen. Die betreffende Fähigkeit wechselt in den Hybriden von *Amaryllis*, welche ich sah, im höchsten Grade: Die meisten Zwiebeln machten jährlich etwa 10—12 junge Zwiebelchen, aber bei den für die Weiterzucht ausgewählten erreichte diese Zahl 20—24.

Bisweilen gestatten seine Notizen, den Stammbaum einer neuern Sorte auszumalen. Als Beispiel führe ich eine der jetzt im Handel verbreiteten Pflaume, die Alhambra, an. Durch dreizehnjährige Arbeit wurde sie aus der Verbindung von europäischen, amerikanischen und japanischen Sorten erhalten. Zuerst wurde „*Kelsey*" mit

Prunus Pissardi verbunden, und der Hybride mit den französischen Sorten gemischt. Inzwischen waren *P. Simoni* mit *P. biflora* und *P. americana* mit *P. nigra* gekreuzt worden. Der Blütenstaub dieser Hybriden wurde dann auf die Narben der Bastardrasse übertragen. Diese siebenfache Verbindung gab eine außerordentliche Menge von Typen, aus denen die Alhambra ausgewählt worden ist. Ob sie von allen der genannten Arten abstammt oder sonst von welcher Gruppe, kann selbstverständlich nicht mehr entschieden werden und ist für den Züchter auch ebenso selbstverständlich ohne Wert. Kreuzungen der gewöhnlichen Pflaumen mit den wildwachsenden widerstandsfähigen und ertragsreichen *P. maritima* sind im vollen Gang; Burbank erhofft von ihnen eine oder mehrere, für wasserarme Gegenden geeignete Sorten.

Schließlich habe ich noch die Selektionen auf Grund von korrelativen Merkmalen zu besprechen. Es handelt sich darum, dass Burbank, nach jahrelanger Übung sich in den Stand gesetzt hat, von den Blättern der Keimlinge die Eigenschaften der Früchte vorauszusagen. Dieses gilt wohl nicht im einzelnen, aber doch so weit, dass es eine Auswahl im ersten oder zweiten Jahre ermöglicht und dadurch den Umfang der Kulturen innerhalb der Grenzen des Möglichen hält, auch wenn die Saat viele Hundertausende umfassen sollte. Das wissenschaftliche Studium solcher Korrelationen ist noch in seinem ersten Anfange, und die Arbeit der Züchter scheint fast unverständlich. Burbank zeigte mir einjährige Kulturen von *Juglans californica* × *nigra* und zweijährige von *Prunus Pissardi* mit gewöhnlichen Pflaumen gekreuzt. Es waren dreifache Hybriden, für welche die Väter der zweiten Kreuzung nicht näher angegeben werden konnten. Unter Hunderten und Tausenden von Keimlingen war die Verschiedenheit des Laubes eine fast unübersichtlich große, in der Farbe und der Form bei den Pflaumen, im Grade der Zusammensetzung und der Form bei den Wallnüssen. Burbank deutete mir an, was ihm schien, Gutes zu versprechen, aber die Beziehungen zu den Früchten konnte ich nicht erfassen. Daher führe ich hier das folgende Beispiel an. Vor vielen Jahren hatte er eine ähnliche Kultur von hybriden Quitten. Er wählte nach dem Laube der einjährigen Pflänzchen die zehn besten aus, numerierte sie nach ihrem vermutlichen Werte und erzog sie bis zur Zeit der Blüte und des Fruchtansatzes. Nr. 1 ergab sich als weitaus der beste, Nr. 2—9 waren in verschiedenen Graden vorzüglich, während alle übrigen nur mittelmäßigen oder geradezu schlechte Früchte hervorbrachten.

Seit meinem Besuche hat die Carnegie-Institution zu Washington Burbank eine jährliche Zulage für seine Versuche von 10000 Dollar verliehen unter der Bedingung, dass seine Ergebnisse auch in methodischer Hinsicht für andere zugänglich gemacht werden sollten.

Teils durch Vorträge an der Stanford-Universität in Kalifornien, teils durch wissenschaftliche Studien von Botanikern auf seinen Gütern soll dieser Zweck erreicht werden. Hauptsache ist dabei weniger, das theoretisch Wichtige festzustellen und der Vergessenheit zu entziehen, als wohl seine Methode für andere Züchter besser zugänglich zu machen und im einzelnen auszubreiten. Ohne Zweifel wird sich dabei manches ergeben, was sowohl für die Wissenschaft als für die Praxis von hoher Bedeutung ist.

Wie man aus meiner Beschreibung sieht, handelt es sich vorwiegend um Versuche, deren Resultate noch nicht spruchreif sind, da der Besucher die älteren, bereits in den Handel übergegangenen Kreuzungpsrodukte nicht mehr antrifft. Über ihren Wert wird man nur in großen Zügen unterrichtet. Die laufenden Versuche bieten aber so viel des Wichtigen, dass sie uns dafür völlig entschädigen. Dabei ist aber immer im Auge zu behalten, dass die Verwendung praktischer Resultate für wissenschaftliche Schlussfolgerungen immer gefährlich ist, denn nur zu häufig sind Umstände, welche in wissenschaftlichen Versuchen als Fehler anzusehen sein würden, in der Praxis entweder unvermeidlich, oder gar nützlich. Abgesehen davon behält aber Burbank's Arbeit ohne jeden Zweifel seine hervorragende Bedeutung, auch für die Forschung.

Ziegler, H. E., Die Vererbungslehre in der Biologie.

VIII und 76 p. Mit 9 Figuren im Text und 2 Tafeln.
Jena (Gustav Fischer) 1905.

Die überaus interessante und anregende Schrift ging hervor aus einem Vortrage: „Über den derzeitigen Stand der Vererbungslehre in der Biologie," welcher infolge einer Aufforderung der Geschäftsleitung des XXII. Kongresses für innere Medizin im letzten Jahre in Wiesbaden gehalten wurde. Er liegt hier in erweiterter Form vor. Es gliedern sich folgende Kapitel an, die einen selbständigen Wert für sich beanspruchen: Beiträge zur Chromosomentheorie; das Mendel'sche Gesetz; Vererbungsexperimente an Schmetterlingen; Vererbungsexperimente an Meerschweinchen; die Vererbungstheorien von Hugo de Vries und August Weismann.

H. E. Ziegler steht auf dem vielfach geteilten Standpunkt, dass wir zurzeit noch keine schlagenden Fälle von Vererbung erworbener Eigenschaften kennen.

Von der echten Vererbung sind zu trennen: Die Übertragung von Infektionskrankheiten aller Art von den Eltern auf die Kinder durch die Geschlechtszellen oder während der Schwangerschaft und ferner die Schädigung der elterlichen Keimzellen durch chronische Vergiftungen (Alkohol, Blei, Phosphor u. s. w.).

Die Vererbung bei den Protisten (Teilung) ist zu trennen von der Vererbung bei den höheren Pflanzen und Tieren durch die generativen Zellen (Ei- und Samenzellen) im Gegensatz zu den Körperzellen (somatische Zellen). Nur in den generativen Zellen finden wir die Träger der Vererbung in Gestalt der im Zellkern enthaltenen Chromosomen. Verfasser geht auf die bekannten Vorgänge bei den Kernteilungsprozessen näher ein, nach denen jeder Tochterkern durch Spaltung der Kernfäden wieder die gleiche Normalzahl der Chromosomen enthält. Bei der Reifung der Geschlechtszellen tritt aber etwas Besonderes, die Zahlenreduktion der Chromosomen, ein, d. h. sowohl in der Eizelle als auch in der Samenzelle verringert sich die Anzahl der Chromosomen auf die Hälfte, so dass bei der Vereinigung der beiden Geschlechtszellen wieder die normale Chromosomenzahl erreicht wird. Mit anderen Worten: das Kind erhält vom Vater wie von der Mutter die gleiche Menge Erbsubstanz; eine erbliche Belastung von väterlicher Seite muss daher ganz dieselbe Wirkung haben wie die von mütterlicher Seite.

Bei der Verschmelzung der beiden Geschlechtszellen während des Befruchtungsvorganges vermischen sich die Vererbungsanlagen (Amphimixis). Es können hierdurch reine Milchformen entstehen oder es treten Rückschläge ein z. B. auf Eigenschaften eines Großelters oder stammesgeschichtlich ältere Formen oder schließlich die Vererbungsresultate zeigen sich nach dem Mendel'schen Gesetz geordnet, auf das hier nicht weiter eingegangen werden soll.

Im Gegensatz zu Haecker nimmt H. E. Ziegler an, dass die bei den Reifungserscheinungen der Geschlechtszellen sich bildenden Chromosomenvierergruppen (Tetraden) nicht gleichartige Elemente enthalten, sondern väterliche und mütterliche Chromosomen gemischt, d. h. jede Vierergruppe enthält zwei väterliche und zwei mütterliche. Da jede Vierergruppe jeweils nur ein beliebiges Chromosoma an die Geschlechtszelle abgibt, können also verschiedene Kombinationen der Erbanlagen entstehen. Auf Grund dieser Annahme erklärt sich die Verschiedenheit der Kinder eines Elternpaares, da einmal mehr väterliche und einmal mehr mütterliche Erbteile (Chromosomen) überwiegen. Hierdurch wird auch ein Rückschlag auf den Großvater oder die Großmutter begreiflich und warum eine ererbte Krankheitsanlage meistens nicht bei allen Geschwistern auftritt u. s. w.

In den an den Vortrag sich angliedernden Beiträgen zur Chromosomentheorie tritt H. E. Ziegler mit guter Begründung für die dauernde Individualität der Chromosomen ein, wie sie ja schon mehrfach verfochten worden ist, und widerlegt ausführlicher die im Vortrag herangezogene Haecker'sche Theorie der Gonomerie, nach der in der Vierergruppe jeweils nur mütterliche oder nur väterliche Erbteile vorhanden sein sollen.

Wenn also nach H. E. Ziegler aus den gemischte Erbelementen enthaltenden Tetraden jeweils nur 1 Chromosoma in die Geschlechtszelle übergeht, so ist es, wie gesagt, dem Zu-

fall überlassen, ob dieses eine väterlichen oder mütterlichen Ursprungs ist.

Um sich eine Vorstellung zu schaffen, über die Häufigkeit, in welcher ein bestimmtes zahlenmäßiges Verhalten väterlicher und mütterlicher Chromosomen durch das zufällige Zusammenfinden in den Keimzellen zu erwarten ist, ahmt H. E. Ziegler diesen Zufall durch ein geschickt präpariertes und sehr sorgfältig ausgeführtes Würfelspiel nach und kommt hierbei zu neuen, sehr interessanten Resultaten.

Ich setze einen Fall hierher.

„Nehmen wir an, die Normalzahl der Chromosomen sei 8, also die Zahl der Vierergruppen 4. Die Zahl der väterlichen Chromosomen in einer Keimzelle kann 4, 3, 2, 1 oder 0 betragen; es sind also 5 Fälle möglich. Diese Fälle haben aber verschiedene Wahrscheinlichkeit. Es wurden 100 Keimzellen in Betracht gezogen. Durch das Würfelspiel ergab sich, dass die einzelnen Fälle unter 100 Fällen in folgender Häufigkeit vorkommen können.

Väterliche Chromosomen	Mütterliche Chromosomen	Häufigkeit
0	4	3 mal
1	3	28 „
2	2	37 „
3	1	23 „
4	0	9 „

„Es ist beachtenswert, dass das gleiche Verhältnis der mütterlichen und väterlichen Chromosomen (2 :) hier weitaus am häufigsten auftrat (37mal)."

In dieser Weise berechnet Ziegler noch andere Fälle mit verschiedener Normalzahl der Chromosomen, z. B. 12, 18, 24, 32.

Das Resultat dieser Berechnungen möge aus der Schrift selbst ersehen werden.

Diese Resultate, auch die über „die Möglichkeiten und Wahrscheinlichkeiten der Chromosomenkombinationen bei Inzucht", haben inzwischen eine vortreffliche Bestätigung erhalten durch Ammon, der, angeregt durch die Ziegler'sche Arbeit auf Grund mathematischer Berechnung (Naturw. Wochenschr. 1905, p. 606—608) im wesentlichen zu ganz ähnlichen Ergebnissen gelangt ist.

Ich gebe auch hier ein Beispiel.

Chromosomen		Häufigkeit der Kombinationen		
väterliche	mütterliche	nach der Wahrscheinlichkeit	auf 100 berechnet	von Ziegler mit den Würfeln ermittelt
0	4	1	6,25	3
1	3	4	25,00	28
2	2	6	37,50	37
3	1	4	25,00	23
4	0	1	6,25	9
	Zusammen:	16	100,00	100

Diese Wichtigkeit der Chromosomen für die Vererbung legt es dem Verfasser nahe, die Geschlechtsbestimmungsfrage auch in den Kreis der Betrachtungen zu ziehen. Es wird angenommen, dass die Chromosomen, welche aus einem weiblichen Individuum stammen, eine etwas größere Tendenz zur Bildung von Weibchen haben und vice versa. Das jeweilig prävalierende gibt den Ausschlag. Diese Hypothese löst selbstverständlich nicht alle Fortpflanzungsverhältnisse, wie der Verfasser sehr wohl einsieht.

Der Abschnitt über „das Mendel'sche Gesetz" wird manchem willkommen sein, da auch die neuere Literatur berücksichtigt ist; desgleichen die Kritik der „Vererbungsexperimente an Schmetterlingen." Die bekannten Versuche von Standfuß und Fischer an Schmetterlingen, die so oft als Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften in Anspruch genommen werden, haben nach H. E. Ziegler keineswegs diese Beweiskraft, wie das schon mehrfach ausgesprochen ist. Ziegler gibt aber zu: „dass das Klima und andere Verhältnisse der umgebenden Natur im Laufe längerer Zeit einen Einfluss auf das Keimplasma und somit auf die Vererbung ausüben können." „Auch Weismann spricht von einem Einfluss des Klimas auf das Keimplasma."

Im Anschluss hieran werden die Vererbungsexperimente an Meerschweinchen (Brown-Séquard, Westphal, Obersteiner) besprochen und die abweichenden Ergebnisse von Romanow und Sommer angeführt. Auch hier sehen wir keinerlei Beweis für eine Vererbung erworbener Eigenschaften.

Zum Schlusse gibt die inhaltsreiche Schrift des geistvollen Verfassers noch interessante Gedanken über die Vererbungstheorien von Hugo de Vries und August Weismann. **Buttel-Reepen.**

Zur Kenntnis des Polymorphismus der Ameisen.

Von C. Emery in Bologna.

Ergatomorphe und gynäkomorphe Männchen.

Die neueren Fortschritte in der Kenntnis der Ameisen haben uns eine immer größere Zahl von flügellosen Männchenformen kennen gelehrt, und merkwürdigerweise kommen derartige Männchen besonders oft bei solchen Ameisenarten vor, welche als Schmarotzer in den Nestern anderer Arten leben (*Anergates, Formicoxenus, Wheeleria, Symmyrmica)* aber nicht ausschließlich bei ihnen, sondern auch noch bei einigen *Ponera* und bei fast allen Arten von *Cardiocondyla*. - - Vermutlich liegt hier eine Anpassungserscheinung vor, deren Grund und Bedeutung uns noch unbekannt bleibt. Mit dem Ungeflügeltsein der Männchen verbindet sich die dadurch unvermeidlich gewordene Inzucht, infolge der Paarung der Geschwister im Mutternest.

Jene Männchen sind aber nicht nur flügellos, sondern sie bieten in der Bildung ihres Thorax und anderer Körperteile und sogar in

der Form der Antennen und des ganzen Kopfes Charaktere dar, welche lebhaft an die Arbeiterinnen erinnern und dementsprechend zum Teil eigentlich Charaktere des weiblichen Geschlechtes sind. Nach Forel's Vorgang, werden solche Männchen allgemein als ergatomorphe oder ergatoide bezeichnet.

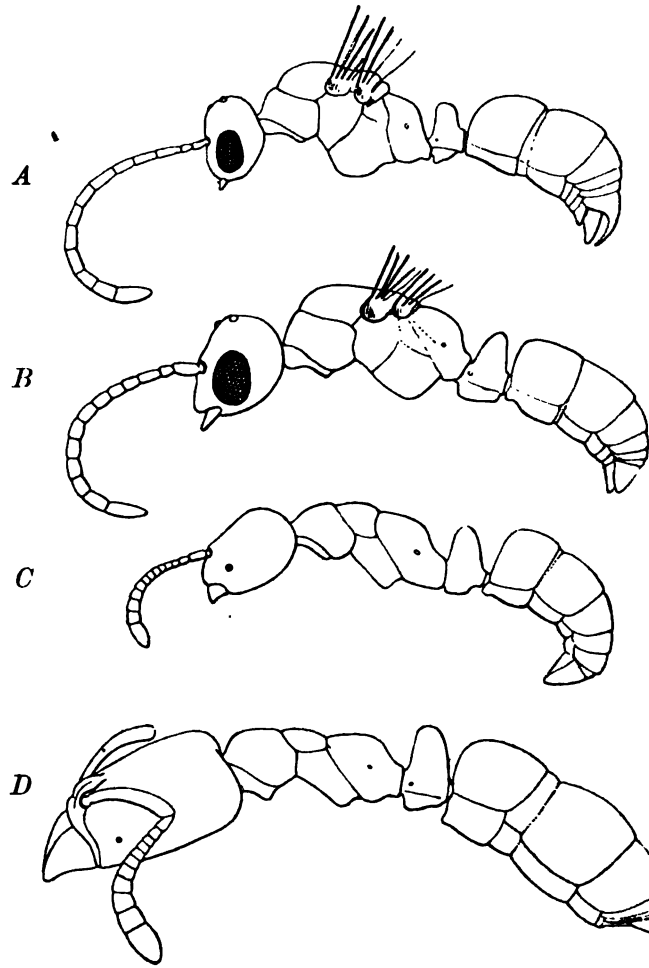
Die höchste Ausbildung des Ergatomorphismus finden wir in einer kleinen Gruppe von *Ponera*-Arten (*P. punctatissima* Rog., *P. ergatandria* For.) Die Bildung des ganzen Leibes jener Männchen entspricht genau der einer Arbeiterin. Besonders ist dieses am Kopf auffallend, wo sogar die Antennen den langen Skapus und die normale Gliederzahl (12 Glieder) des weiblichen Geschlechtes bekommen haben. Die Männchennatur offenbart sich in der äußeren Gestalt nur noch durch die Zahl der äußerlich sichtbaren Hinterleibssegmente und durch die kleinen, aber wohlausgebildeten Kopulationsorgane, welche aus dem Hinterleibsende hervorragen. Roger[1]), welcher zuerst, vor mehr als 40 Jahren, das Männchen der *P. punctatissima* beschrieb, glaubte eine besondere Spezies vor sich zu haben, die er mit dem neuen Namen von *P. androgyna* belegte. Später bewies Forel dessen Beziehungen zu Arbeiterinnen und Weibchen von *P. punctatissima;* er wurde durch die sonderbar abweichende Erscheinung jener Exemplare dazu geführt, dieselben als eigentümliche in der betreffenden Spezies normal gewordene Hermaphroditen zu bezeichnen[2]).

Ich halte diese Bezeichnung, welche Forel seitdem wieder hat fallen lassen, für nicht gerade unrichtig. Wie können wir uns in der Tat die Entstehung derartiger ergatomorpher Männchen vorstellen? — Ich denke mir, dass, wenigstens in solchen extremen Formen wie *Ponera punctatissima* und *ergatandria*, eine erbliche Übertragung von weiblichen Eigenschaften auf das Männchen stattgefunden hat, entweder auf einmal, so zu sagen durch die Erscheinung eines fortpflanzungsfähigen Monstrum, oder wiederholt in mehreren Vorschüben einer Vererbungsvariation in der gleichen Richtung. Das Endstadium lässt sich passend mit den anomalen unter den Menschen vorkommenden Individuen vergleichen, welche geschlechtlich Männer sind, obgleich sie in ihrem äußerlichen Körperbau weibliche Eigenschaften erkennen lassen.

Zur Erläuterung jener extremen Formen sind die bei einer nahe verwandten Art, *P. eduardi* For. bekannt gewordenen Männchen sehr interessant. Das normale Männchen ist geflügelt und den Männchen der meisten anderen *Ponera*-Arten ähnlich beschaffen. Vergleicht man es aber genauer mit anderen Arten, z. B. mit dem Männchen von *P. coarctata* Latr., so weicht das geflügelte Männchen

1) J. Roger in: Berlin. ent. Zeitschr. 3, S. 254, Anm. 1859.
2) A. Forel, Les fourmis de la Suisse, p. 66. 1874.

von *P. eduardi* davon ab: 1. durch das Fehlen des dornartigen Fortsatzes am Ende des Pygidium; 2. durch den niederen Thorax, bei verhältnismäßig massiven Kopf; 3. durch die kürzere Fühlergeissel.



Erklärung der Abbildungen:

A. — *Ponera coarctata* Latr. — Geflügeltes Männchen. Profilumriss des Rumpfes mit der linken Antenne.
B. — *Ponera eduardi* For. — Geflügeltes Männchen. Profilumriss wie oben.
C — Dieselbe Art. — Flügelloses Männchen. Ebenso.
D. — *Ponera punctatissima* Rog. — Ergatomorphes Männchen. Thorax und Hinterleib im Profil; Kopf schief von der Seite und oben.

Alle vier Zeichnungen sind bei gleicher Vergrößerung entworfen.

Diese Unterschiede wären ziemlich unbedeutend, wenn sie nicht Anklänge zur neuerdings von Forel[1]) nach einem einzelnen Exem-

1) A. Forel in: Ann. Soc. ent. Belgique, v. 48, p. 421. 1905.

plar beschriebenen, flügellosen Männchen derselben Art bildeten. Ich gebe hier eine Skizze, die ich gelegentlich eines Besuches zu Forel's Sammlung gefertigt habe. Diese Ameise sieht beim ersten Anblick ganz arbeiterartig aus; aber der Hinterleib samt Petiolus ist durchaus männlich, und selbst der Thorax zeigt im buckligen Rückenprofil des Mesonotum und Epinotum noch Anklänge an die Männchengestalt. Der Kopf neigt zur Arbeiterinnenform, hat ziemlich kleine Augen, aber die Mandibeln sind kaum größer als beim normalen Männchen, viel kleiner als bei der Arbeiterin; die Antennen behalten die 13-Zahl ihrer Glieder und den kurzen Skapus des männlichen Fühlers; aber die Geissel besteht aus viel kürzeren Gliedern, wie in den weiblichen Formen.

In keiner anderen Ameisengattung ist der Ergatomorphismus des Männchens so weit fortgeschritten, wie bei *Ponera punctatissima* und *ergatandria*. Am nächsten kommt in dieser Beziehung *Cardiocondyla:* bei den bekannten flügellosen Männchenformen, (*C. stambuloffi* For., *nuda mauritanica* For. etc.) haben die Antennen den langen Skapus und die 12-Zahl der Glieder wie beim weiblichen Geschlecht, oder sogar eine noch mehr reduzierte Gliederzahl. Dagegen hat *C. emeryi* For. ein geflügeltes Männchen mit 13-gliedrigen Antennen, aber mit langem Skapus und mit einem Kopfbau, der sehr an den der betreffenden Arbeiterin erinnert. Ob der lange Skapus dieses sonst normalen Myrmicinenmännchens einen ersten Schritt auf dem Wege zum Ergatomorphismus darstellt oder nicht, bin ich nicht imstande zu entscheiden. Ich neige zur ersteren Annahme, weil in der Mehrzahl der Myrmicinengattungen mit normalen Männchen der Skapus kurz oder sehr kurz ist.

Bei *Formicoxenus nitidulus* Nyl. ist das Männchen vollkommen ergatomorph: sein Skapus ist nur wenig kürzer als bei Arbeiterinnen und Weibchen, aber die Gliederzahl der Antennen ist männlich (12 Glieder, während Arbeiterinnen und Weibchen deren 11 haben).

Bei der nahe stehenden Gattung *Symmyrmica* hat das flügellose Männchen einen ziemlich gewölbten Thorax und einen durchaus männlichen Kopf mit Ocellen, großen Augen und nicht besonders langem Skapus.

Eine besondere Stellung nehmen die Männchen der arbeiterlosen Gattungen ein.

Während die Männchen von *Wheeleria*, *Sympheidole* und *Epipheidole* ganz normal gebaut sind und an ihren Antennen nichts Besonderes bemerken lassen, ist das Männchen des *Anergates* eines der am meisten abweichenden unter den flügellosen Formen und von plumper, krüppelhafter Gestalt. Bei genauerer Betrachtung erscheint es mehr einem Weibchen als einer Arbeiterin ähnlich: der Kopf ist dem des Weibchens ähnlich gebaut und die Antennen haben die weibliche Gliederzahl (11 Glieder), mit einem ziemlich langen

Skapus; auch der Thorax ist hoch, vollgegliedert und hauptsächlich durch die Abwesenheit der Flügel vom weiblichen verschieden.

Bei *Epoecus*, einer Gattung, welche mit *Anergates* sehr nahe verwandt zu sein scheint, ist das Männchen zwar geflügelt, dabei aber dem Weibchen ganz außerordentlich ähnlich, mit wenig kürzerem Skapus als beim Weibchen. Die Zahl der Fühlerglieder ist veränderlich; in beiden Geschlechtern findet man Exemplare mit 11- und 12-gliedrigen Fühlern.

Wir finden also bei den arbeiterlosen Ameisen keine wirklich arbeiterartigen Männchen, sondern weibchenartige d. h. gynäkomorphe. Ihre eigentümlichen Eigenschaften haben sie ebenso wie die ergatomorphen vom weiblichen Geschlecht geerbt; da aber in der betreffenden Spezies die Fähigkeit der Weibchen sich arbeiterartig zu entwickeln erloschen war, so konnte sie nicht auf die Männchen übertragen werden.

Ergatomorphe wie gynäkomorphe Männchen dürfen nach meiner Ansicht nicht einfach als flügellos und infolge der mit dem Verlust der Flügel verbundenen Reduktion des Thorax mehr oder minder arbeiterartig gewordene Individuen aufgefasst werden. Sie sind Männchen, welche in bezug auf die Zeugungswerkzeuge zwar ihr Geschlecht völlig bewahrt haben, aber in anderen Beziehungen vom entgegengesetzten Geschlecht, in ihrem Körperbau weibliche Eigenschaften geerbt haben und dadurch sekundär weibchenartig (resp. arbeiterartig) geworden sind.

Über die Bedeutung der Flügel bei den Ameisenweibchen.

In einer früheren Schrift habe ich[1]) die Meinung ausgesprochen, dass bei den Urformen der Ameisen die fruchtbaren Weibchen ebenso wie die Arbeiterinnen flügellos waren und die Flügel erst nachträglich erwarben. Ich leitete die Formiciden von mutillidenähnlichen Ahnen ab. Diese Anschauung hielt ich für die wahrscheinlichste: 1. weil die Mutilliden sich in ihrem Körperbau den Formiciden nahe anschließen; 2. weil mir durch diese Annahme die Entstehung flügelloser Arbeiterinnen leichter verständlich erschien als bei der Annahme von ursprünglichen Gesellschaften geflügelter Weibchen und Arbeiterinnen; 3. weil gerade bei den stacheltragenden Ameisen, d. h. in den primitiveren Gruppen der Familie (Dorylinen, Ponerinen und Myrmicinen) flügellose fruchtbare Weibchen am häufigsten vorkommen, ja in vielen Arten als regelrechte Königinnen.

Wheeler[2]) hat gegen meine Hypothese hauptsächlich das von Dollo und Hedley behauptete Prinzip aufgeführt, dass verlorene

1) C. Emery, Die Gattung *Dorylus* etc. Zool. Jahrb., Syst., 8, S. 774—775, 1895.

2) W. M. Wheeler, Dimorphic queens in an american ant. Biolog. Bulletin. 4, S. 160. 1903.

Organe nicht wieder auftreten können und dass die Evolution überhaupt ihren Weg nicht zurückzumachen imstande ist. Dieses Prinzip erfreut sich einer immer allseitigeren Anerkennung und würde auch für mich als ein sehr starker Einwand gegen meine Anschauung gelten, falls die Sachen so einfach wären, wie sie Wheeler darstellt. Die theoretische Begründung des ebenerwähnten Prinzips besteht für mich darin, dass ein atavistisches Wiedererscheinen einer geschwundenen Eigenschaft nur in dem Fall denkbar ist, in welchem die entsprechenden Vererbungselemente im Kleimplasma noch enthalten sind. Ein derartiges Wiederaufleben ist unmöglich, wenn solche Elemente im Kleimplasma fehlen, oder sich in einem atrophischen Zustand befinden, der sie unfähig macht, auf den werdenden Organismus anders einzuwirken als durch Hervorrufen von Rudimenten.

Dieses ist aber bei den flügellosen Mutilliden- und Ameisenweibchen in bezug auf Flügelbildung nicht der Fall und war es auch damals nicht; denn jedem solchen Weibchen wohnt die latente, aber vollkräftige Erbschaft der männlichen Flügel inne. Das Wiedererscheinen der Flügel bei den Weibchen im Stamm der Ameisen wäre also im Sinne meiner Hypothese kein Neuerwerb, keine Rückläufigwerden der Evolution und auch kein Atavismus gewesen, sondern der Ausdruck einer Übertragung männlicher Eigenschaften auf die Weibchen.

In gleicher Weise wie die in neueren Stufen der Phylogenese entstandenen flügellosen Männchen einiger Ameisen weibliche Bildung des Kopfes und sonstiger Teile ihres Leibes vom anderen Geschlecht geerbt haben, denke ich mir, dass die flügellosen Weibchen der primitiven Ameisen oder besonderer Gruppen unter denselben von ihren männlichen Eltern die Flügel wieder erben konnten. Aber diese Erbschaft wurde modifiziert in dem Sinn, dass die Flügel der weiblichen Ameisen keine normalen Hymenopterenflügel darstellen, sondern solche, die an ihrer Basis zum leichten Abbrechen eingerichtet sind; die Vererbung war mit einer besonderen Anpassung verbunden.

Es wird meistens angenommen, dass die Weibchen der Ameisen und der sozialen Hymenopteren überhaupt dem primitiven Grundtypus, die Arbeiterinnen einer mehr angepassten Form sich anschließen. Ich habe bis jetzt auch selbst diesen Standpunkt festgehalten, obgleich ich nicht verkennen konnte, dass viele Weibchenformen in ihrem Bau tief modifizierte und angepasste Formen darstellen; so z. B. die absonderlich gebildeten dichthadiaartigen *Dorylus*-Weibchen.

Ich habe mich aber nach und nach immer mehr davon überzeugen müssen, dass der Körperbau der fruchtbaren Ameisenweibchen an Anpassungen sehr reich ausgestattet ist, ja kaum minder reich als der Leib der Arbeiterinnen. Es handelt sich um morphologische,

sowohl wie ethologische Anpassungen, welche hauptsächlich zu den besonderen Verhältnissen bei der Gründung neuer Gesellschaften in Beziehung stehen. Dieses tritt bei einzelnen Gruppen auffallender an den Tag, in welchen die Weibchen untereinander viel mehr abweichen als die betreffenden Arbeiterinnen. Als Beispiele mögen aufgeführt werden: die merkwürdigen Weibchen von nordamerikanischen *Formica*-Arten der *Rufa*-Gruppe, welche in den letzten Jahren entdeckt worden sind; die ebenfalls nordamerikanischen gelben *Lasius* der *Acanthomyops*-Gruppe und namentlich *L. latipes* Walsh mit seinen zwei Weibchenformen α und β[1]); die Weibchen der südamerikanischen *Axteca* und mancher afrikanischer *Crematogaster*-Arten; die riesigen Weibchen der *Carebara*- und verwandten Gattungen mit Zwergarbeiterinnen.

Das Feld ist sehr weit und lässt sich zurzeit kaum übersehen. Ich will mich deswegen begnügen, diese Probleme angedeutet zu haben. Die richtige und lichtbringende Beurteilung von so zahlreichen und verschiedenartigen Anpassungserscheinungen wird erst dann gut möglich werden, wenn wir die Verhältnisse kennen, an welche die Tiere eigentlich angepasst sind. Dafür erwartet die Morphologie ihre Belehrung von den Fortschritten der Ethologie.

W. Leisewitz. Über chitinöse Fortbewegungsapparate einiger (insbesondere fufsloser) Insektenlarven.

143 Seiten mit 46 Abbildungen im Text. München, Ernst Reinhardt, 1906.

Als Fortbewegungsapparate betrachtet Verf. zahlreiche, mannigfaltig gestaltete und gruppierte Fortsätze der Chitinhaut fußloser oder mit rückgebildeten Füßen versehener Insektenlarven. Zu eingehendem Studium dieser Bildungen veranlassten ihn seine älteren Untersuchungen über den „Enddorn“ am Analende der Larve von *Xiphydria dromedarius* (Forstl.-naturw. Zeitschr. 1897), in dem er ein kompliziertes Fortbewegungsorgan erkannte. Seine Studien bestätigten dem Verf. die Vermutung, dass die komplizierteren Bildungen unter den Fortbewegungsapparaten auf wenige einfache Grundformen zurückzuführen seien und dass „das wachsende Maß funktioneller Inanspruchnahme“ der Anlass zu dieser Ausgestaltung gewesen sei.

Untersuchungsobjekte waren Larven von Lamellivorniern. Anobiiden, Lymexyloniden, Bostrychiden und aus vielen anderen Coleopterenfamilien, sowie von Neuropteren, Lepidopteren und Dipteren. Die Funktionsweise der Fortbewegungsapparate wurde nach eigner Methode am lebenden Engerling, an Bostrychiden-, Curculioniden-, Cerambyciden-, Buprestiden und Dipterenlarven studiert. — Aus dem Abschnitt über die Technik interessiert be-

1) Vergl. Wheeler l. c.

sonders die Färbung der einzelnen Schichten des Chitins. Verf. unterscheidet 3 Chitinlagen; von diesen bildet die äußerste die Chitinfortsätze, die mittlere ragt in die Basalkegel der Dornen hinein. Verf. strebt ein Verfahren an, durch das nur die äußere Schicht und die Fortsätze gefärbt werden. Als brauchbar erwiesen sich: Methylgrün (blaue Färbung), das jedoch langsam färbt und in Glyzerin ausgezogen wird, Kalium hypermanganicum, Delafield (in Stunden bis Tagen), Fuchsin, Pyrogallol, Anilinblau (grüne Färbung) u. a. Andere Farbstoffe färben nur die inneren, wieder andere alle 3 Lagen.

Bei Besprechung der Morphologie und der Entstehungsweise der Chitinfortsätze unterscheidet Verf.: 1. „Undifferenzierte Härchen" (0,0026 bis 0,0050 mm lang). Diese Gebilde repräsentieren die ursprüngliche Form und sind unabhängig von den Einflüssen entstanden, die sich bei den übrigen Kategorien geltend machen. Dementsprechend kommen sie auch bei Larven vor, die solchen Einflüssen nicht ausgesetzt sind. Sie stehen meist in parallelen Reihen; durch Verschiedenheiten im Abstand der Reihen und der einzelnen Härchen entstehen Gruppen von Reihen und von Härchen. Aus solchen Gruppen entstehen durch überwiegendes Wachstum einzelner und durch Anschluss und Verschmelzung, zum Teil auch Rückbildung der übrigen Härchen 2. „Dornen". Gesetzmäßige Unterschiede bei der Auswahl derjenigen Härchen, die beim Wachstum bevorzugt werden, ergeben sich, je nachdem die Härchengruppen in geraden Linien oder in Bögen angeordnet sind. Danach entscheidet es sich, ob die Härchen in der Mitte oder die am Rande einer Gruppe der stärksten Inanspruchnahme ausgesetzt sind und ob am Ende des Prozesses ein oder zwei Dornen (selten noch ein schwächerer mittlerer) von jeder Gruppe übrig bleiben. Man wird hier an die Unterschiede erinnert, welche sich bei Perisso- und Artiodaktylen am Ende des Rückbildungsvorganges der ursprünglich in gleicher Anzahl vorhandenen Zehen ergeben (Ref.) 3. Bei weiter steigender Inanspruchnahme wächst die „Basalplatte" der Dornen zum „Basalkegel" aus, zuweilen unter völliger Rückbildung des auf der Platte stehenden Dornes. Im letzteren Falle ist an die Stelle des Dornes ein „Höcker getreten. Durch Verschmelzung von Basalkegeln ergibt sich der Fall, dass ein Kegel mehrere Dornen tragen kann. Unter dem Einfluss besonderer Verhältnisse schwinden Dornen, ohne dass es zur Bildung von Höckern kommt; es bleiben dann nur die Basalplatten übrig. Auch diese können verschmelzen oder neue Verdickungen produzieren. — Als besonders wertvoll verdient hervorgehoben zu werden, dass es dem Verf. mehrfach gelungen ist, ganze Reihen der soeben aufgezählten Umwandlungsstadien an einer Larve festzustellen. In diesen Fällen ließen sich mit besonderer Sicherheit Schlüsse auf die biologische Bedeutung der einzelnen Stadien ziehen.

Die Grundform einer anderen Entwickelungsreihe sind die „Haare" die längst bekannt und wiederholt hinreichend charakterisiert sind. Aus ihnen entstehen bei funktioneller Inanspruchnahme die kürzeren,

dickeren „Borsten“. Diese Gebilde können, je nach der Art ihrer Funktion, außerordentlich komplizierte Formen annehmen. — Von den detaillierten Angaben des Verf. über die Faktoren, von denen der Anstoß zu den verschiedenartigen Umwandlungen ausgeht, sei folgendes kurz erwähnt: Die Art der Fortsätze hängt ab von der Beschaffenheit des (sehr verschiedenartigen) Materials, in dem sich die Larve bewegt; die Umbildung unterbleibt an Stellen, welche nicht beansprucht werden; hier beharren die „Grundformen“. Die Stufe der Ausbildung hängt ab vom Grade der Beanspruchung. Dieser ist gegeben durch die Lebensweise der Larve (speziell, ob sie in nährstoffreichem oder -armen Material lebt und infolgedessen kleine oder große Strecken bei Beschaffung ihrer Nahrung zurücklegt) und für den einzelnen Körperteil durch ihre Organisation; so zeigen Larven mit einfacher Körperform und gleichmäßig gebildeter Körperoberfläche, gleichmäßige, solche mit verschiedenartig gestalteten und ungleich beanspruchten Segmenten ungleich differenzierte Ausrüstung. — Über diejenigen Faktoren, welche die Vermittlerrolle spielen zwischen den Ansprüchen der Umgebung und dem zweckentsprechenden Verhalten der Chitinhaut, hat der Verf. sich nur ausgesprochen, soweit die Abkömmlinge der ersten Grundform, der „undifferenzierten Härchen“, in Betracht kommen. Er neigt zu der Annahme, dass die Zweckmäßigkeit der Neubildungen in diesen Fällen zu erklären sei aus der Einwirkung des Druckes, den das Material der Umgebung auf die Larve während ihrer Bewegungen ausübt. Es wäre zu unterscheiden: Mechanisch modellierende Einwirkung auf das Chitin und Reizwirkung; von der Intensität der letzteren wäre insbesondere die Quantität des neugebildeten Chitins abhängig. Bezüglich der komplizierteren Gebilde ist auch Ref. im Zweifel, ob es möglich sein wird, auf dem vom Verf. eingeschlagenen Wege mit Hilfe der erwähnten Faktoren allein eine zureichende Erklärung für die Zweckmäßigkeit der Funktion zu schaffen. Trotzdem erscheinen dem Ref. Erklärungsversuche vom Standpunkte der funktionellen Anpassung aus in diesem speziellen Falle aussichtsreicher als etwa solche, die vom rein selektionistischen Standpunkt unternommen würden.

Zum Schlusse sei auf die Bedeutung hingewiesen, welche diese Untersuchungen für die Systematik der Insektenlarven beanspruchen können. „In vielen Fällen wird damit die Möglichkeit gegeben sein, an Larven genauere Artunterscheidung festzustellen, welche bei bisheriger Betrachtungsweise keine Unterschiede aufwiesen und deshalb . . . unbestimmbar waren.“ Für die Unterscheidung größerer natürlicher Gruppen ergibt sich dagegen die Einschränkung, dass bei der Umbildung der Fortsätze „der Einfluss der Funktion den der Verwandtschaft bei weitem übertrifft.“ Indessen sind diese größeren Gruppen ja an anderen Merkmalen hinlänglich gut zu unterscheiden. **Dr. F. Schwangart (München).**

Lucilia in Bufo vulgaris Laur. schmarotzend.

Von Dr. E. Hesse in Leipzig.

(Mit einer Tafel vom Autor.)

Im Juni der Jahre 1903—05 fing ich in der Umgegend von Leipzig je eine Kröte (*Bufo vulgaris* Laur.), von denen diejenige im erstgenannten Jahr mit Fliegeneiern, die beiden anderen mit Fliegenlarven behaftet waren. In letzteren beiden Fällen habe ich die Fliege gezüchtet, und diese wurde von Herrn Prof. E. Girschner (Torgau) als *Lucilia splendida* Zett. und Meig. bestimmt.

Der Parasitismus von *Lucilia*-Larven (Myiasis)[1]) speziell an *Bufo vulgaris* ist schon geraume Zeit bekannt. Ich verweise hier auf die Abhandlung Prof. Dr. C. B. Klunzinger's: „Über parasitische Fliegenmaden an einer Kröte" (mit 5 Figuren)[2]), in welcher der Verfasser zunächst zwei von ihm beobachtete Fälle mitteilt, weiter eine kurze Zusammenstellung und Besprechung der bisher erschienenen diesbezüglichen Literatur, ferner eine von ihm verfasste, genauere Beschreibung der Larve und endlich eine solche der Fliege, aus einer französischen Arbeit Moniez's übersetzt, gibt, welche Fliege letzterer „*Lucilia bufonivora* n. sp." benannte. Ich werde aus der Abhandlung Klunzinger's öfters zitieren.

Im folgenden will ich nun kurz die drei von mir beobachteten Fälle mitteilen, ohne mich auf genauere Einzelbeschreibungen von Larve, Puppe oder Imago einzulassen, da es mir vorläufig überhaupt erst einmal darauf ankam, die Imago zu züchten und hauptsächlich das rein biologische Verhältnis zum Wirt kennen zu lernen. Vielleicht gelingt es späterhin, die Fliege vom Ei aus zu züchten und so die ganzen Entwickelungsstadien eingehender zu untersuchen. Allzu selten scheint diese *Lucilia* hier nicht zu sein, da ich ja jedes Jahr eine derartig befallene Kröte gefunden habe, wiewohl ich bei meinen letztjährigen, vor allem der Ornithologie gewidmeten Exkursionen nicht einmal speziell danach gesucht habe. — Meine folgenden Mitteilungen stellen daher nur einen weiteren Beitrag zu dem bis jetzt Bekannten dar.

Fall I. (Vgl. Taf. I, Fig. 1.)

Am 19. Juni 1903 fing ich auf den Bienitzwiesen nordwestlich Leipzigs eine ca. $6^1/_2$ cm lange[3]) Kröte, die auf ihrer rechten Parotis-

1) Der Parasitismus von Dipterenlarven an oder in lebenden Tierkörpern (Myiasis) ist bekanntlich auch beim Menschen mehrfach festgestellt und in der Literatur bekannt gegeben worden. Auch ich erinnere mich eines Falles aus meiner Studentenzeit in Leipzig, als ich noch im zoolog.-zootom. Laboratorium Leuckart's arbeitete: Im Sommer 1897 wurde letzterem Forscher von Herrn Geh. Med.-Rat Trendelenburg eine Larve zur Bestimmung übergeben, die einem Patienten der Klinik aus einem Geschwür am Fußgelenk exstirpiert worden war; sie stellte sich als eine Östridenlarve heraus. — Verf.

2) Jahreshefte d. Ver. f. vaterl. Naturk. in Württ. 1902, S. 371—79.

3) Die Maße beziehen sich nur auf die Rumpflänge ohne Beine. — Verf.

drüsenwulst ein Dutzend Fliegeneier aufwies; diese Eier saßen fest und ließen sich bei Berührung mit dem Finger nicht wegstreichen. Ich nahm das Tier mit nach Hause, wo es sich nach zwei Tagen häutete; hierbei waren die Eier mit der Haut abgestreift worden. Das Befallenwerden der Kröte durch die Schmarotzer scheint hiernach nur von dem günstigen Zufall abzuhängen, dass die Eier noch vor der nächsten Häutung der Kröte ausschlüpfen, und die Larven auf diese Weise durch die Nasenlöcher oder in deren Nähe in das Innere der Kröte einwandern oder eindringen können. Weiter ist zu bemerken, dass unsere Anuren in der Regel bekanntlich ihre Haut bei dem Akt der Häutung nach und nach hinunterschlingen; — diese Kröte häutete sich leider in meiner Abwesenheit, so dass ich es gerade in diesem Fall nicht beobachten konnte; ich habe indessen keine Spur von der Haut im Aquarium zu finden vermocht, so dass anzunehmen ist, dass letztere auch diesmal verschluckt wurde; — da nun aber diese Kröte noch jetzt, also nach fast drei Jahren, wohlbehalten bei mir in der Gefangenschaft lebt, würde eine Weiterentwickelung der Eier im Darm und ein Eindringen der Larven in den Wirtskörper gewissermaßen in umgekehrter Weise, also von innen, wenigstens in diesem unsern Fall ausgeschlossen sein. — Es unterliegt wohl kaum einem Zweifel, dass diese Fliegeneier unserer *Lucilia* angehörten.

Hierzu einiges aus Klunzinger's Abhandlung.

S. 375 o.: „Die Infektion geschieht teils durch Ablegen der Eier der Fliege irgendwo am Froschkörper, wo die Larven dann den Kopf erreichen, zum Teil aber auch, und zwar, wie P. sagt, meistens vom Magen aus, durch verschluckte, eiertragende Fliegenweibchen." Diese Beobachtung hat Portschinsky gemacht, der *Lucilia* in der Umgegend von Petersburg häufig am Grasfrosch schmarotzend fand; Klunzinger stellte dagegen im Magen nur tote und mazerierte Larven fest; letzteres würde sich also ähnlich wie in unserm Fall verhalten.

S. 375 m.: „Vielfach sind die Fälle von Myiasis unvollkommen beschrieben, namentlich betreffs der Art und der Gattung und selbst Familie (ob Musciden oder Östriden), eine Aufziehung zur Imago ist durchaus nötig, da nur diese sicher bestimmt werden kann. Fast alle Fälle, wo Kröten den Wirt bilden, weisen auf *Lucilia bufonivora* hin (obiger Fall von Martensen auf *Lucilia sylvarum*). Girard empfiehlt einen experimentellen Nachweis für die Frage, ob die Fliegen die Haut der Batrachier durchbohren oder ihre Eier in schon vorher vorhandene Wunden legen, und zugleich, welcher Art die Fliegen angehören: ‚Man verteile die Batrachier in zwei Käfige, setze in das eine ganz gesunde Exemplare, in das andere solche mit künstlichen Wunden und setze hier und dort Puppen von *Lucilia*, *Calliphora*, *Sarcophaga* u. s. w.

ein; die daraus ausschlüpfenden Weibchen werden, nach erfolgter Begattung mit ausgeschlüpften Männchen, bald ihre Eier ablegen. Dabei muss tägliche Beobachtung stattfinden'."

Ferner S. 378 u. (aus der Beschreibung der Fliege von Moniez): „Ein anderer Charakter ist mehr physiologisch: Die vorliegende Fliege dürfte, was ein Charakter der Sarcophagineen ist, im Gegensatz zu den eierlegenden Muscineen, lebendig gebärend sein; anders könnte man das Eindringen der Larven ins Innere nicht wohl erklären, da das Tier den Ort, wo die Brut abgesetzt ist, leicht mit den Füßen erreichen kann."

Was zunächst die Frage Girard's anbelangt, ob die Fliegen ihre Eier in Wunden legen oder die Haut des Wirtes durchbohren, ist in unserem Fall weder durch die eine noch durch die andere Möglichkeit zu beantworten, da die Eier einfach in obengeschilderter Weise auf der Körperhaut aufgeklebt waren (s. o.). Betreffs der Gattung u. s. w. handelt es sich außer in den beiden von mir beobachteten auch in allen anderen bisher zur Kenntnis gelangten Fällen nur um *Lucilia*.

Moniez's Vermutung eines Lebendiggebärens der Fliege würde durch unseren Befund der Eiablage gleichfalls erledigt sein, ebenso seine Bemerkung über ein etwaiges Entfernen der Eier seitens der Kröte durch ihre Füße; in unserem Fall saßen, wie erwähnt, die Eier so fest, dass sie sich nur gewaltsam hätten entfernen lassen können, ganz abgesehen davon, dass die Kröten, die, wenn sie z. B. gewühlt haben, oft von Schmutz starren, wohl sehr wenig oder nichts von der Existenz auf ihnen haftender Fliegeneier merken dürften; aber auch die winzigen ausgeschlüpften Larven, zum mindesten ein Teil davon, werden in die Nasenlöcher einschlüpfen oder kraft ihrer Kiefer und Haftwerkzeuge in deren Nähe sich einbohren können, ohne dass die Kröte es immer zu verhindern imstande sein wird. Allerdings sind andererseits die Kröten, überhaupt die Anuren, gerade an den Nasenlöchern sehr empfindlich; berührt man letztere z. B. nur leicht mit einem weichen Pinsel, so zucken die Tiere zusammen oder streichen sofort abwehrend mit einem der Vorderfüße über die Nasengegend hinweg. Möglicherweise können ja vielleicht diesen Bewegungen außer dem unangenehmen Reiz des „Krabbelns" auch schon instinktive Abwehrmaßregeln gegen etwa eindringenwollende Schmarotzer mit zugrunde liegen (s. u.). — Es müsste somit das direkte Einwandern bezw. Einbohren der Larven erst noch beobachtet werden.

Fall II. (Vgl. Taf. I, Fig. 2*a—c*.)

Am 27. Juni 1904 fand ich im südlichen (Connewitzer) Leipziger Ratsholz eine ca. $8^1/_2$ cm lange (s. o.) Kröte, die beiderseits zwischen Augen und Nasenlöchern eine Fraßstelle zeigte, in denen sich die Fliegenlarven aufhielten. Am vorliegenden Präparat be-

findet sich das rechte Fraßloch direkt unter dem Auge (Fig. 2 *a*), hat eine längliche Gestalt und misst an der größten Breite etwa $3^1/_2$ mm bei einer Länge von ca. 7 mm. Diese Fraßhöhle durchbricht das häutige Gaumendach (Fig. 2 *c*), wo ihre Öffnung durch das quer verlaufende os palatinum in zwei ungleich große Hälften geteilt wird, von denen die kleinere vor diesem Knochen gelegene Mündung längliche Gestalt besitzt und etwa 2 mm lang und $1^1/_2$ mm breit ist, während die hintere größere birnenförmig erscheint und etwa 9 mm lang und 7 mm breit ist. Das Auge war bei Lebzeiten zwar etwas herausgetreten und mit Blut unterlaufen, jedoch nicht angegriffen; auch vom Gaumen aus ist es nebst Nerv am Präparat intakt und deutlich sichtbar (Fig. 2 *c*). Das linke Fraßloch (Fig. 2 *b*) stellt einfach eine Erweiterung des Nasenloches dar, indem sich von diesem ausgehend eine kolbig angeschwollene Höhle nach dem Auge hin ausbreitet; die Länge beträgt etwa 5, die größte Breite etwa 3 mm. Diese Höhle durchbricht gleichfalls den Gaumen (Fig. 2 *c*), aber nur in einer vor dem palatinum gelegenen rundlichen Öffnung von ca. 3 mm Durchmesser. Durch beide äußere Öffnungen rechts und links gelangt man also mit der Sonde direkt in die Mundhöhle. Das linke Auge ist gleichfalls unversehrt. Da die vordere rechte Nasenhälfte intakt ist, so kommunizieren die beiden Fraßhöhlen nicht miteinander. Dieser unser Fall hat bezüglich der Fraßstellen große Ähnlichkeit mit dem ersten von Klunzinger beschriebenen.

Ich beherbergte die Kröte in einem Behälter, dessen Boden mit lockerer, mäßig feucht gehaltener Lehmerde bedeckt war, auch ein tieferer, mit Wasser gefüllter Blumentopfnapf wurde eingestellt. In den ersten Tagen kroch das Tier noch recht lebhaft umher und suchte auch öfters das Wasser auf. Oft strich es auch hastig mit einem der Vorderfüße über die Fraßstellen hinweg, offenbar um die nagenden und quälenden Schmarotzer zu entfernen zu suchen: häufig schnappte es nach Luft, da ihm deren Aufnahme durch die Nase natürlich von den in der ganzen inneren Nasengegend sich aufhaltenden und selbige zerstörenden Larven versperrt wurde. Einigemal fand ich in dem Wassernapf eine ertrunkene Larve, die wahrscheinlich beim Untertauchen der Kröte unter Wasser das Fraßloch verlassen hatte; in einem „zukünftigen Fall" werde ich übrigens die Kröte, wenn sie noch bei relativ voller Lebenskraft ist, in ein Aquarium bringen, wo sie längere Zeit untertauchen kann, um experimentell zu sehen, ob nicht vielleicht bei längerem Aufenthalt unter Wasser alle Larven durch das Eindringen des Wassers in die Fraßhöhlen und mangels genügender Atmung gezwungen sind, den Wirt zu verlassen; die Kröte könnte dann in der Natur einfach zur Selbsthilfe greifen — wenn sie es könnte! — indem sie irgendwo in einer tieferen Pfütze, einem Graben, Tüm-

pel etc. längere Zeit unter Wasser bliebe. — Späterhin saß das Tier immer nur in einer bestimmten Ecke seines Käfigs, den Kopf zur Erde geneigt. Suchte man es in die Höhe zu heben, so stämmte es sich mit einer für diesen immerhin kleinen Organismus geradezu erstaunlichen Gewalt dem hebenden Finger entgegen, augenscheinlich machte ihm eine andere Lage oder Stellung ungeheure Schmerzen; diese Prozedur habe ich daraufhin nur wenige Male gemacht, um das geplagte Tier nicht noch mehr zu quälen, späterhin überhaupt nur, um zu sehen, ob es noch Lebenszeichen von sich gebe. So saß bezw. lag die Kröte die letzte Zeit unbeweglich da, schrumpfte mehr und mehr, die obersten Hautschichten verdorrten und platzten, und die Zehenspitzen namentlich der Hinterfüße begannen bereits einzutrocknen, bis sie am 17. Juli tot im Kasten lag. Seit dem Einfangstag waren also noch 20 Tage bis zu dem unter allmählichem und vielleicht überaus qualvollem Absterben erfolgten Tode vergangen.

Am 5. Juli hatten die ersten Larven den Wirt verlassen, um sich in der Erde zu verpuppen; am 7. Juli fand ich keine mehr in der Kröte vor, letztere hatten also nach obigem noch 10 Tage nach dem Verlassen der Larven gelebt; die Fraßstellen waren eingefallen und vertrocknet. Bei der Sektion fand ich zunächst vor Kehlkopf und Ösophagusmündung einen großen Schleimpfropf (Fig. 2*c*), der sich wahrscheinlich durch den Reiz der Larven auf die Schleimhäute gebildet hatte; möglicherweise war also die Kröte in letzter Instanz auch den Erstickungstod gestorben. Sonst war der situs viscerum völlig normal und intakt; es handelte sich um ein ♀. Im Magen und Darm fand ich nur ganz wenige Insektenreste, hauptsächlich von Cucurlioniden, außerdem eine erhebliche Menge von allerhand Pflanzenteilen, auch Sandkörnchen, die mit hinuntergewürgt worden waren, jedoch keinerlei Fliegeneier oder -larven (s. o.).

Das Ausschlüpfen der Imagines vollzog sich in folgender Weise:

17. VII.[1]) 2 ♂, 2 ♀
18. „ 2 ♂, 2 ♀ } insges. 10 St. = 4 ♂, 6 ♀.
19. „ —, 1 ♀

Fall III. (Vgl. Taf. I, Fig. 3*a*—*i*.)

Am 28. Juni 1905 fing ich im Kanitzsch bei Gundorf (nordwestlich von Leipzig) wiederum eine mit Fliegenlarven behaftete Kröte, deren Länge (s. o.) etwa $5^1/_2$ cm betrug. Es waren gleichfalls zwei Fraßstellen vorhanden, die jedoch einfach die erweiterten Nasenlöcher darstellten (Fig. 3*a*). In diesem Fall griff nun ein ganz rapides Vorwärtsdringen und Zerstören seitens der Larven im Wirtskörper um sich, wie aus folgendem ersichtlich ist.

1) Zufällig derselbe Tag, an dem die Kröte verendete. — Verf.

Das Tier wurde in denselben Behälter wie in Fall II gesetzt. Am 28. Juni abends war die Kröte noch ziemlich lebhaft und ihr Benehmen, so namentlich die abwehrenden Bewegungen mit den Vorderfüßen über die Fraßstellen, das Schnappen nach Luft u. s. w., glich durchaus dem im vorigen Fall geschilderten. Am 29. Juni früh war die Brücke zwischen den beiden Nasenlöchern bereits zerstört, und die Fraßstelle erschien ungefähr als ein Oval, welches fast den ganzen Raum zwischen den beiden Augen einnahm (Fig. 3 *b*); das Tier saß ruhig in einer Ecke und kratzte nur ab und zu in der mehrfach erwähnten Weise mit den Vorderfüßen über und in die Fraßstelle; hierbei war es ihm augenscheinlich gelungen, einige Larven zu entfernen, da mehrere noch nicht erwachsene auf der Erde herumkrochen. Am 30. Juni früh war die Kröte bereits tot, die Vorderfüße, vielleicht im letzten Schmerz, über den Kopf zusammengekrümmt (Fig. 3 *c*). Die Larven hatten schon die ganze vordere Schädelregion zwischen den Augen vernichtet, auch Zunge und Unterkiefer waren fast gänzlich zerstört. Am 1. Juli waren auch die Augen zum Opfer gefallen, und die Schmarotzer bereits in die Leibeshöhle vorgedrungen; am 2. Juli war letztere bis auf einige Reste des Dickdarms völlig ausgefressen (Fig. 3 *e*), auch die Muskeln des rechten Oberschenkels hatten die Larven, auf der Rückenseite aus der Leibeshöhle hervorbrechend, fast völlig abgenagt und eine weitere, etwa 2 cm lange und 1 cm breite Fraßstelle auf dessen Oberseite entstehen lassen (Fig. 3 *d*), durch welche vielleicht die Mehrzahl den Wirt verlassen haben mochte, nur einige wenige waren noch im Kadaver zu bemerken; am 3. Juli früh fand ich nur noch eine einzige erwachsene Larve darin vor, die übrigen waren schon alle zur Verpuppung in die Erde gegangen. Von den Knochen des Schädels habe ich nur finden können das Parasphenoid (Fig. 3 *f*), sowie die das Hirn einschließende Schädelkapsel, an welcher die die einzelnen Knochen (exoccipitalia, prootica, parietofrontalia, sphenethmoidea) zusammenhaltenden und verbindenden dünnen Knorpel bezw. Bindegewebshäute auffälligerweise erhalten geblieben sind (Fig. 3 *g*). Alle übrigen Schädelknochen und -knorpel müssen also dem Zerstörungswerk der Schmarotzer oder der Fäulnis, eventuell beiden zugleich, anheimgefallen sein. Hirn und Rückenmark waren natürlich gleichfalls verschwunden. Ferner sind Atlas und die ersten beiden Rumpfwirbel isoliert (Fig. 3 *h*), ebenso die in ihren einzelnen Knochen zum Teil noch zusammenhängenden Schultergürtel (Fig. 3 *i*); die beiden Vorderextremitäten sind nur noch durch schmale Hautfetzen mit dem Kadaver verbunden, der übrige Teil der Wirbelsäule samt Becken und Hinterextremitäten ist noch in Zusammenhang (Fig. 3 *d*, *e*). — In vier Tagen war hier also von den Schmarotzern die Zerstörung des Wirtes in, wie schon angedeutet, geradezu verheerender Weise geschehen.

Einen abscheulichen Anblick bietet es übrigens immer, die Larven, die meist eng zusammenhalten, sich in den Fraßlöchern des noch lebenden Wirtes bewegen zu sehen, oder wenn sie sich rückwärts hervorwälzend mit den Stigmen des Aftersegments Luft schöpfen (Fig. 3 *b*) und die Kröte dann hierbei jene Abwehrbewegungen mit den Vorderfüßen macht.

Die Imagines schlüpften wie folgt:

13. VII.	3 ♂,	—	
14. „	10 ♂,	3 ♀	insges. 29 St. = 17 ♂, 12 ♀.
15. „	2 ♂,	5 ♀	
16. „	2 ♂,	4 ♀	

In Fall II waren also die ♀, in Fall III die ♂ an Zahl überlegen. Der Puppenzustand währte in beiden Fällen etwa 10—12 Tage.

Bemerkenswert ist weiter die gleiche Jahreszeit in allen drei Fällen, nämlich die Monate Juni/Juli, für die Entwickelung unserer *Lucilia*. Auch der erste Fall Klunzinger's datiert vom Juli 1892, während der zweite in den September 1899 fällt. Mortensen in Kopenhagen berichtet dagegen z. B. von einem Überwintern der Larven von *Luc. sylvarum* Meig., ebenfalls an *Bufo vulgaris* schmarotzend, in der Erde, die sich erst im Frühjahr verpuppten und Imagines gaben[1]).

Ferner ist noch hervorzuheben, dass es sich in allen unseren drei Fällen nur um *Bufo vulgaris* Laur. als Wirt handelt. Mir sind eine außerordentlich große Anzahl von Amphibien, speziell aus der Leipziger Umgegend, durch die Hände gegangen, aber nicht ein einzigesmal habe ich bisher eine andere Art mit diesen Parasiten befallen gefunden. Auch die große Mehrzahl der in der Literatur bekannten Fälle, die sich auf Amphibien beziehen, ist an *Bufo vulgaris* konstatiert. Diese Wirtsart scheint demnach von dem Schmarotzer in auffälliger Weise bevorzugt zu werden. Weiter waren es in unseren Fällen sehr große oder erwachsene Individuen von *Bufo*, die behaftet waren; ich habe sehr oft kleine Exemplare, die einem ja viel häufiger über den Weg laufen, untersucht, habe aber hierbei niemals ein von *Lucilia* befallenes feststellen können. U. a. sind auch die beiden von Klunzinger mitgeteilten Fälle an erwachsenen Kröten beobachtet. Die Schmarotzer scheinen also nur oder hauptsächlich große oder ausgewachsene Kröten zu befallen.

Zum Habitus der Fliege will ich nur kurz noch folgendes erwähnen. Die Gesamtlänge (ohne Flügel) misst bei der Generation von Fall II im Durchschnitt 7 mm, bei derjenigen von Fall III 8 mm; letztere Generation ist demgemäß merklich größer und robuster. Farbe

1) Zool. Anz. 1892, S. 193.

glänzend goldgrün, die an Getöteten häufig in Blaugrün sich verwandelt oder übergeht. — Betreffs der Spezies teilte mir Herr Prof. Girschner u. a. noch mit: „Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Moniez'sche Art *L. bufonivora* mit *L. splendida* oder *sylvarum* identisch ist . . ."

Weiter gehe ich, wie gesagt, an dieser Stelle auf speziellere Untersuchungen nicht ein.

Am Schlusse dieser Mitteilungen möchte ich nicht unterlassen, den Herren Alex. Reichert (Leipzig) und Prof. E. Girschner (Torgau) für ihre Mühewaltung meinen besten Dank auszusprechen.

Leipzig, den 23. April 1906.

Bemerkungen zu Fig. 1—8, Taf. I.

(Die Figuren sind zum Teil etwas schematisiert.) Dunkel- oder hellrot: Die Fraßhöhlen, bezw. -stellen.

Figur 1, 2 *a*, *b*, 3 *a*, *c*, *f*—*i* bedürfen keiner weiteren Erklärung (s. Text).

Figur 2 *c*. Man sieht in den weit geöffneten Rachen der Kröte; die Zunge ist zurückgeschlagen. Oben links die den häutigen Gaumen durchbrechenden Öffnungen der rechten Fraßhöhle, durch das querverlaufende os palatinum getrennt, in der größeren unteren (dunkelrot) der unversehrte Augapfel nebst Nerv (hellrot) sichtbar; oben rechts die Mündung der rechten Fraßhöhle, gleichfalls den Gaumen durchbrechend. Vor dem aus dem Schlund hervortretenden oberen Teil des Kehlkopfes der große Schleimpfropf.

Figur 3 *b*. Die Larven kommen mit den Stigmen des Aftersegmentes in der Fraßhöhle zum Luftholen rückwärts an die Oberfläche (s. S. 639).

Figur 3 *d*). Der Krötenkadaver von der Rückenseite. Hellrot die Fraßstelle in ihrer Ausdehnung auf der Oberseite des rechten Oberschenkels; dunkelrot die von der ausgefressenen Leibeshöhle aus nach oben durchgefressene Öffnung.

Figur 3 *e*. Der Krötenkadaver von der Bauchseite. Man sieht in die völlig ausgefressene Leibeshöhle; auf der Rückenseite der noch in Zusammenhang befindliche Teil der Wirbelsäule, ferner die rechte scapula und zum Teil abgenagte Knochenpartien der Beckenregion.

Zur Frage von dem feineren Bau der elektrischen Organe der Fische.

Von O. Schultze in Würzburg.

Im Jahre 1894 leitete Th. W. Engelmann seine Arbeit über die elektrischen Organe von *Raja*[1]) mit folgenden Worten ein:

„Durch A. Babuchin's denkwürdige Entdeckung der Entwickelung der elektrischen Organe aus Muskelfasern ist, wie durch jeden großen anatomischen Fund, der Physiologie eine Fülle neuer Probleme, zugleich aber auch die Aussicht auf Lösung wichtiger

1) Th. W. Engelmann, Die Blätterschicht der elektr. Organe v. *Raja* in ihren genetischen Beziehungen zur quergestreiften Muskelsubstanz. Pflüger's Arch. 57. 1894.

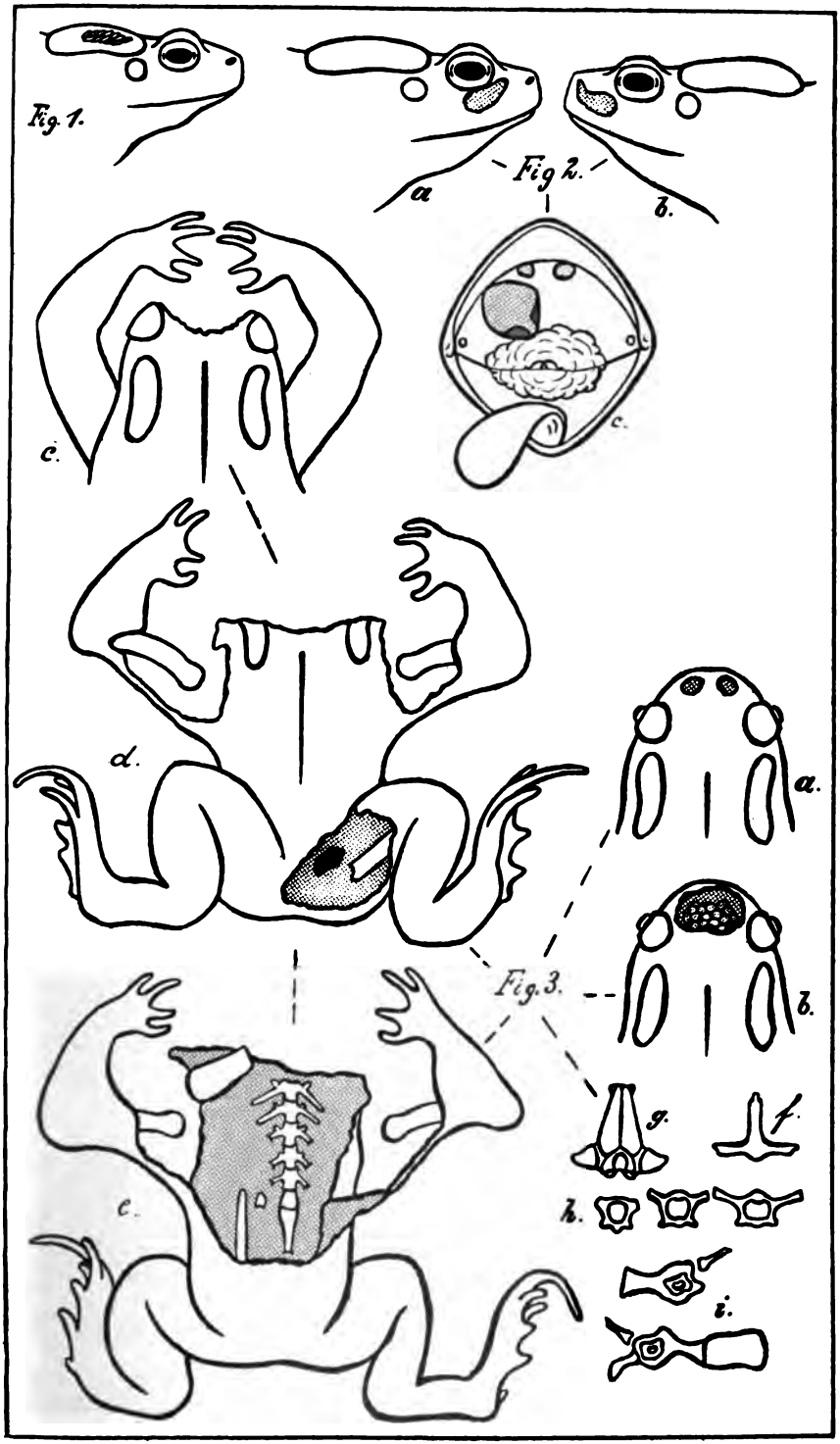


Fig. 1.
Fig. 2.
a
b.
c.
c.
d.
a.
Fig. 3.
b.
g.
f.
h.
i.
c.

alter Aufgaben eröffnet worden. Eine genaue Verfolgung der Prozesse, durch welche sich die zuckende Faser zum elektrischen Apparat umbildet, musste vor allem Aufschluss versprechen über Sitz und Wesen sowohl einerseits des Kontraktionsvermögens als andererseits der elektromotorischen Wirksamkeit. Es war zu erwarten, dass in dem Maße, als das Zuckungsvermögen sich zurückbildete, auch die materiellen Grundlagen, an welche dasselbe gebunden ist, einer Rückbildung unterliegen würden, und dass auf der anderen Seite mit zunehmender Steigerung der elektromotorischen Fähigkeiten die Organisationsverhältnisse, welche Träger dieser letzteren Fähigkeiten sind, sich deutlicher und deutlicher ausbilden würden.

Nirgends in der organischen Natur ist ein ähnlich großartiger, jene fundamentalen Erscheinungen vitaler Erzeugung mechanischer und elektrischer Energie betreffender Struktur- und Funktionswechsel in auch nur annähernd vollkommener Weise der Untersuchung zugänglich, ja überhaupt bisher wahrgenommen. Doch haben gerade die angedeuteten Probleme bisher noch nicht die gewünschte allseitig eingehende Behandlung seitens der zahlreichen vortrefflichen Forscher gefunden, welche die Entdeckung des russsischen Histiologen weiter verfolgten. Im großen und ganzen ist man nicht viel weiter gekommen, als zu dem schon von Babuchin formulierten allgemeinen Ergebnis, dass die Substanz der Muskelfaser unter Verlust der Kontraktilität und des spezifischen Baues zu dem einen, dem sogenannten muskulären oder metasarkoblastischen, die motorische Nervenendigung zu dem anderen, dem nervösen Gliede des elektrischen Organs sich umbildet."

Mit Recht hebt dann Engelmann hervor, dass für das Studium der histologischen und funktionellen Umgestaltung der als Muskulatur angelegten Organe in erster Linie die pseudoelektrischen, mit geringer elektromotorischer Wirksamkeit begabten Organe von *Raja* geeignet seien, da hier in Gestalt der sogenannten lamellösen oder mäandrischen Schicht der Organe noch Reste der quergestreiften Substanz sich dauernd erhalten, während bei *Torpedo* von fibrillärer Muskelstruktur keine Reste mehr aufzufinden sind.

Durch die grundlegenden Untersuchungen Babuchin's war zwar nachgewiesen, dass die mäandrische Schicht aus der quergestreiften Substanz hervorgeht, doch wussten wir nicht, welche Homologien zwischen den Lamellen der Blätterschicht und den Querschichten der Muskelfasern bestehen und speziell nicht, ob die stark lichtbrechenden dünnen Lamellen der Blätterschicht den anisotropen oder den isotropen Querscheiben der Muskelfaser entsprechen und wie die schwach lichtbrechenden Schichten sich im polarisierten Lichte verhalten. Diese Frage schien Engelmann besonders deshalb von Bedeutung, weil nach seiner Auffassung die doppeltbrechenden Fibrillenglieder und speziell die metabolen Teile

(Rollet) Sitz der Kontraktilität sind, während die isotropen Teile (die arimetabolen Rollet's) wesentlich bei dem Leitungsvermögen und den elektromotorischen Prozessen beteiligt sein sollen. Engelmann wies nach, dass die dünnen stark lichtbrechenden Schichten der Lamellensubstanz des elektrischen Organes von *Raja* aus den isotropen, die dicken schwach lichtbrechenden Schichten aus den anisotropen Schichten der Muskelfasern hervorgehen. Die metabolen, ursprünglich anisotropen Schichten werden bei der Umwandlung der Muskelfaser in die Platte schwach lichtbrechend und verlieren ihr Doppeltbrechungsvermögen, die arimetabolen, ursprünglich isotropen werden stark lichtbrechend und fester. Im einzelnen hat Engelmann die morphologischen und chemisch-physikalischen Umwandlungsvorgänge der quergestreiften Substanz der Muskelfaser in die Blätterschicht genau verfolgt. Er findet in dieser Umwandlung und speziell in der proportional dem Verlust der Kontraktilität erfolgenden Abnahme des Doppeltbrechungsvermögens eine neue Stütze für seine Annahme, dass die metabolen Glieder der Muskelfibrillen Sitz und Quelle der verkürzenden Kräfte des Muskels sind. Andererseits bemerkt Engelmann, dass das Bestehenbleiben und die Zunahme der isotropen Fibrillensubstanz in guter Übereinstimmung steht mit der von ihm früher begründeten Vorstellung, dass die elektromotorischen Prozesse im Muskel an die reizleitende isotrope Substanz gebunden seien. Jedoch macht er selbst den Einwand, dass bei den stark elektrischen Fischen, z. B. bei *Torpedo*, überhaupt gar keine Reste von Fibrillen, bezw. Lamellensubstanz mehr vorhanden sind. In der Tat scheint mir der Umstand, dass die elektromotorische Wirkung der Organe bei den pseudoelektrischen und den elektrischen Fischen in dem Maße zunimmt, als die Fibrillensubstanz abnimmt, von größter Bedeutung zu sein. Die Tatsache, dass in den Platten von *Torpedo* jeder Rest von Fibrillensubstanz schon frühzeitig völlig schwindet, zwingt uns meiner Überzeugung nach, bei der Frage nach dem Sitz der elektrischen Energie die Fibrillensubstanz sowohl bei den schwach- als bei den starkelektrischen Fischen ganz fallen zu lassen.

Histologie und Histogenese der Platten müssen der physiologischen Forschung vorarbeiten, wenn es sich darum handelt, welcher Art die Substanz ist, in die wir den Sitz der Elektrizitätsentwickelung zu verlegen haben. Der die Histogenese untersuchende Anatom hat sich, wenn er zu physiologischer Betrachtung übergeht, von dem oben ausgesprochenen Gedanken Engelmann's leiten zu lassen, dass bei der Umwandlung der Muskelfaser in die elektrische Platte mit der Steigerung der elektromotorischen Wirksamkeit auch diejenigen Strukturen, an welche diese gebunden ist, sich immer deutlicher und massiger ausbilden.

Der Prüfung der Histogenese eines Organes hat zweckmäßigerweise die möglichste Erkenntnis und richtige Auffassung des ausgebildeten Organes vorauszugehen. Hier aber stoßen wir sofort auf eine große Schwierigkeit: Es gibt heute keine einheitliche Auffassung des histologischen Baues der elektrischen Platte. Doch müssen wir aus der Tatsache, dass sowohl bei *Raja*, als bei *Torpedo* die Platte aus einer quergestreiften Muskelfaser hervorgeht, die Notwendigkeit des Bestrebens ableiten, auch zwischen den schwieriger zu deutenden Teilen der Platte und der ursprünglichen Faser den histogenetischen Zusammenhang festzustellen.

Unter den neueren Autoren sagt Ballowitz, der die letzten ausführlichen Arbeiten über die elektrischen Organe der Fische veröffentlicht hat[1]), im Jahre 1897 mit Bezug auf das „elektrische Gewebe", der Platte von *Raja*, „dass es sich hier um ein recht schwieriges Gewebe handelt". Hiernach würde also aus der ursprünglichen Muskelfaser später ein vollständiges „Gewebe" entstanden sein, das freilich in seiner histogenetischen Ableitung recht schwierig sein könnte. Der Ausdruck Gewebe erscheint nach Ballowitz insofern berechtigt, als er von „einem filzartig dichten, feinfädigen, äußerst engmaschigen Netzgerüst und von zahlreichen in besondere Lücken des Netzgerüstes eingelagerten Zellen"[2]) spricht. „Das Netzgerüst ist als eine spezifische Zwischensubstanz aufzufassen, als deren Bildner die Zellen[2]) angesehen werden müssen." Auch G. Retzius[3]), der die Nervenendigung in dem elektrischen Organ von *Raja* mit den neueren Methoden untersuchte, vertritt die Auffassung, dass es sich um einen Zellenkomplex mit eingelagerter Zwischensubstanz handelt. Helle Räume, die um die Kerne der Platte bei *Raja radiata* und *Raja clavata* zur Beobachtung kommen, werden als Zellkörper gedeutet. „Es ist nun in der Tat nicht leicht, sagt Retzius, in solchen Präparaten zu entscheiden, wo sich die Zellgrenzen finden und wie sich die zwischen den Zellen befindliche Substanz verhält." Auch bei *Torpedo* gehören nach Ballowitz die zahllosen in die Platte eingelagerten runden Kerne Zellen an, die in die Platte eingelagert sind. „Die hellen Höfe, welche die Kerne umsäumen, werden abgeschlossen von

1) E. Ballowitz, Über den Bau des elektrischen Organes von *Torpedo*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42. 1892. — Derselbe, Über den feineren Bau des elektrischen Organes des gewöhnlichen Rochen (*Raja clavata* L.). Anatomische Hefte. 7. Bd. 1897. — Derselbe, Zur Anatomie des Zitteraals (*Gymnotus electricus* L.) mit besonderer Berücksichtigung seiner elektrischen Organe. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. 50. 1897.

2) Von mir gesperrt.

3) G. Retzius, Über die Endigung der Nerven im elektrischen Organ von *Raja clavata* und *Raja radiata*. Biologische Untersuchungen. Neue Folge, Bd. VIII. 189.

membranartig erscheinenden, oft wie zerknittert (in den Osmiumpräparaten) aussehenden Teilen der Gerüstsubstanz, welche dieselben kapselartig umgeben." Während wir nach Ballowitz und Retzius sonach die Platte als aus Zellen mit eingelagerter Interzellularsubstanz aufzufassen haben, nennt Gegenbaur[1]) die Platten „flach ausgebreitete, aus verschmolzenen Zellen[2]) bestehende Gebilde". Diese Anschauung nähert sich derjenigen, die wir unter den neueren Autoren durch Th. W. Engelmann[3]) vertreten finden, der die Substanz der Platte von *Raja* — abgesehen von der aus der quergestreiften Muskelfasersubstanz hervorgegangene Lamellenschicht — als einen die Blätterschicht einhüllenden „kernhaltigen Protoplasmamantel" bezeichnet. Auch Ewart[4]), dem wir wichtige Arbeiten auf diesem Gebiet verdanken, bezeichnet die in Rede stehende Substanz als eine Protoplasmaschicht mit großen Kernen. Auch G. Fritsch[5]) fasst die Plattensubstanz von *Torpedo* als eine kernhaltige Protoplasmamasse auf.

Wir sehen also, dass zwei wesentlich verschiedene Auffassungen unter den neueren Forschern bestehen. Die einen betrachten die Platte als ein aus Zellen mit Interzellularsubstanz aufgebautes Gewebe, die anderen als eine kernhaltige Protoplasmamasse. Das sind Widersprüche, die gerade mit Rücksicht auf das physiologische Interesse, welches die Substanz der Platte beansprucht, unbedingte Aufklärung fordern.

Die älteren Autoren deuten, soweit sie sich bestimmt äußern, fast allgemein die Plattensubstanz bei *Raja* und *Torpedo* in einer der Ewart-Engelmann'schen Anschauung entsprechenden Weise. So bezeichnet Kölliker[6]) die Substanz als eine körnig gleichartige Masse mit eingelagerten Kernen. Am klarsten hat sich im Jahre 1865 Robin[7]) ausgesprochen. Ihm gebührt das Verdienst, zuerst den Bau, die Bedeutung und das übereinstimmende Vorkommen einer spezifischen Struktur in den elektrischen Organen der Fische erkannt zu haben; es muss dies mit Rücksicht auf die später her-

---

1) C. Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 1, S. 103. 1898.
2) Von mir gesperrt.
3) l. c.
4) J. C. Ewart, The electrical organ of the skate. On the development of the electrical organ of *Raja batis*. Philos. Transact. London. Vol. 179. 1888. — On the structure of the electrical Organ of *Raja circularis*. Ebenda. — The electrical organ of *Raja radiata*. Ebenda.
5) G. Fritsch, Die elektrischen Fische. 2. Abt. Die Torpedineen. Leipzig 1890.
6) A. Kölliker, Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre. Verhandl. d. phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg Bd. 8. 1858. II. Über das Schwanzorgan des gewöhnlichen Rochen.
7) Ch. Robin, Mémoire sur la démonstration expérimentale de la production d'électricité par un appareil propre aux poissons du genre des raies. Journal de l'anatomie et de la physiologie 1865.

vorgetretene Unklarheit besonders hervorgehoben werden. Er sagt von seinem „élément ou substance électrique ou électrogène“: „Cet élément anatomique est composé d'une masse fondamentale, transparente, finement granuleuse, dans laquelle existent cà et là des noyaux sphériques en certains points, ovoïdes ailleurs, hyalins ou finement granuleux, sans nucléoles, larges de 0,007 mm—0,009 mm. Quelsquesuns sont entourés, d'une aréole circulaire de fins granules.“ Robin hat erkannt, dass eine einheitliche, nicht in Zellen geteilte granulierte Masse vorliegt, welche zahlreiche, öfters von einem Körnchenhof umgebene Kerne einschließt. Auch hat er besonders hervorgehoben, dass ein heller Hof um die Kerne (derjenige Teil, der die wesentliche Ursache davon ist, dass man von „Zellen“ sprach und spricht, wie ich schon jetzt bemerken will) nur gelegentlich, jedenfalls nicht typisch vorkommt. Auch Boll[1]) vertritt diese Auffassung.

Die Platte des Zitterwelses *(Malopterurus)*, über deren Genese wir nichts sicheres wissen, wurde schon von meinem Vater[2]) als eine aus einem Eiweißkörper gebildete, glashelle und durchsichtige Masse beschrieben, in welche viele feine Körnchen und außerdem zahlreiche kreisrunde Kerne eingebettet liegen. Die Granula sind besonders um die Kerne hofartig angehäuft. Diese Struktur der Plattensubstanz des Zitterwelses konnte ich an einem jungen aus Westafrika stammenden 15 cm langen Exemplar, das mir durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Kollegen Przibram von Wien nach Triest gesandt wurde, völlig bestätigen[3]). Die Struktur der Plattensubstanz macht durchaus einen plasmodialen Eindruck. Nirgendwo sind um die zahlreichen Kerne Zellgrenzen zu finden. Auch G. Fritsch[4]) hat offenbar Übereinstimmendes gefunden. Er findet „zahlreiche, häufig doppelte Kerne, welche von einem in Fortsätze auslaufenden Hof eines klaren Protoplasmas umgeben sind“ und fasst die Platten als „elektrische Riesenzellen“ auf. Die Beschreibung Bolls[5]) ist mit alledem wohl vereinbar. Er sagt, dass an den Polen der in die Platte

---

1) F. Boll, Die Struktur der elektrischen Platten von *Torpedo*. Arch. f. mikroskop. Anatomie Bd. X. 1874.

2) M. Schultze, Zur Kenntnis der elektrischen Organe der Fische. Halle 1858.

3) Der seltene Fisch war abends lebend von Wien abgesandt und traf mit dem Eilzug am folgenden Morgen ein. Leider war die über Nacht eingetretene Kälte sein Tod gewesen, jedoch überzeugte ich mich sowohl sofort von dem frischen Gewebe als an Teilen, die in Osmiumsäurelösung und anderen Flüssigkeiten konserviert waren, dass der Erhaltungszustand ein ausgezeichneter war.

4) G. Fritsch, Übersicht der Ergebnisse einer anatomischen Untersuchung über den Zitterwels *(Malopterurus electricus)*. Sitzungsber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. Math. phys. Klasse. 2. Dez. 1886. — Ders., Die elektrischen Fische. 1. Abteilung. *Malopterurus electricus*. Leipzig 1887.

5) F. Boll, Zur Kenntnis der elektrischen Platten von *Malopterurus*. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 10. 1874.

eingelagerten Kerne eine körnige Masse angehäuft sei, „so dass das Ganze den Eindruck einer kernhaltigen spindelförmigen Zelle macht.“ Das hier gewählte Wort „Eindruck“ ist charakteristisch und erinnert an die Zeit, in der man die in die quergestreifte Muskelfaser eingelagerten, von Körnchenhöfen umgebenen Kerne als Zellen oder „Muskelkörperchen“ auffasste, bis man auf Grund der Histogenese zu der richtigen Auffassung kam[1]).

Für den Zitteraal *(Gymnotus electricus)* vertritt Ballowitz[2]) dieselbe Meinung wie für *Torpedo* und *Raja*. Er sagt: „Das spezifisch elektrische Gewebe ist aus einem äußerst feinmaschigen, aus feinsten körnchenhaltigen Fädchen gebildeten Gerüstwerk zusammengesetzt, dessen zwischen den Fädchen befindliche, unter sich kommunizierende Räume von einem mehr flüssigen Inhalt eingenommen werden.“ In das „Gewebe“, welches Ballowitz dann eingehend beschreibt, sind in eigene „Höhlen“ eingeschlossene Zellen eingelagert. Ballowitz nähert sich wieder der alten, von den ersten Untersuchern des Organs, z. B. von Pacini[3]) bei *Gymnotus*, vertretenen Auffassung, dass es sich um einen Zellenkomplex (corpo cellulare) handelt. Jedoch hat schon mein Vater[4]) an *Gymnotus*-Präparaten mit einer sehr guten Konservierung gezeigt, dass es sich um einen zahlreiche Kerne führenden Eiweißkörper handelt. Nach ihm bestehen die Platten des Zitteraales aus einer „homogenen, glasartig durchsichtigen Grundsubstanz, deren Konsistenz an guten Spirituspräparaten nicht unpassend von Pacini mit der einer steifen Gelatine-Gallert verglichen wird, welche viele molekuläre Körnchen und einzelne runde Kerne eingebettet enthält. Um die Kerne liegt, wie in der elektrischen Platte von *Malopterurus*, eine Ansammlung kleiner molekulärer Körnchen, welche in dem homogenen mittleren Teil der Platte seltener sind.“

Die verschiedenartige Darstellung von Pacini, M. Schultze und Ballowitz legt es wieder einmal fast nahe, wie im Jahre 1861 ausgehend von den Muskelkörperchen, zu verhandeln über „das, was man eine Zelle zu nennen habe“, wenn auch in etwas anderem Sinne, da es sich damals lediglich um die Eliminierung des Membranbegriffes handelte.

In den elektrischen Platten der Nilhechte (Mormyriden) finden wir, wie ich den übereinstimmenden Angaben von G. Fritsch[5]) und

1) M. Schultze, Über Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe. Reichert's und du Bois-Reymond's Archiv 1861.

2) E. Ballowitz, Zur Anatomie das Zitteraales *(Gymnotus electricus)* mit bes. Berücksichtigung seiner elektr. Organe. Arch. f. mikr. Anatomie Bd. 50. 1897.

3) Pacini, Sulla struttura intima dell' organe elettrico del Gimnoto e di altri pesci elettrici. Firenze 1852.

4) l. c.

5) G. Fritsch, Weitere Beiträge zur Kenntnis der schwach elektrischen Fische. Sitzungsb. der kgl. Preuss. Akad. der Wissensch. zu Berlin XLIV. 5. Nov. 1891.

Ogneff[1]) entnehme, noch im ausgebildeten Zustand eine hochgradige Annäherung an den Bau der quergestreiften Muskelfaser. Die kontraktile Substanz ist zu einer zentralen relativ geringen Masse zurückgebildet, welche allseitig von einem protoplasmatischen, reichliche Kerne führenden Mantel umhüllt ist, in welchen die zutretenden Nerven kontinuierlich übergehen. Ogneff spricht nur von Kernen, die der Plattensubstanz eingelagert sind, niemals von Zellen. Die Plattensubstanz zeigt eine zarte netzförmige Struktur, die sehr an die von Ballowitz in den Platten von *Torpedo*, *Raja* und *Gymnotus* geschilderte Struktur erinnert, von Ballowitz aber als Interzellullarsubstanz gedeutet wird. Die Annäherung an den Bau einer Muskelfaser wird besonders deutlich, wenn wir z. B. die Abbildungen der Muskelfasern vergleichen, welche Rollet[2]) von den interessanten Flossenmuskeln des Seepferdchens gegeben hat.

Die Muskelfasern in der durch die eigenartigen, zierlich schnellen, wellenförmigen Bewegungen ausgezeichneten Rückenflosse von *Hippocampus* besitzen, wie Rollet sagt, „Eigentümlichkeiten im Bau der Faser, die zu den sonderbarsten und merkwürdigsten gehören, auf welche man bisher gestoßen ist.“ Auch die Analflosse und die Kiemenflossen enthalten Muskeln, die ebenso wie die der Rückenflosse im Bau in auffallendster Weise von den übrigen Skelettmuskeln abweichen. Diese Abweichung ist so groß, dass sogar ein so ausgezeichneter Kenner des Baues der Muskulatur, wie Rollet, sagte: „Ich muss gestehen, dass ich, als ich zuerst Querschnitte gehärteter Flossenmuskeln ansah, zwar in großes Erstaunen versetzt war, dass ich aber, was ich sah, kaum verstand.“ Am auffallendsten ist die große Menge des sogenannten Sarkoplasmas, d. h. derjenigen der beiden Hauptsubstanzen der Muskelfaser, welche nicht fibrilläre Substanz ist. Eine breite Schicht des feinkörnigen Plasmas liegt dicht unter dem Sarkolemm; sie enthält die zahlreichen Muskelkerne und setzt sich in solcher Masse zwischen die fibrilläre Substanz in das Innere der Faser fort, dass sie der fibrillären Substanz ungefähr an Masse gleich kommt. Ähnlich verhalten sich Muskeln von Crustaceen, wie dies z. B. aus der Rollet'schen Abbildung von *Maja squinades* (Tafel VIII. Fig. 4) sofort hervortritt.

Nach meiner Auffassung der elektrischen Platte, zu der ich nunmehr übergehe, können wir die sarkoplasmareichen Muskelfasern der Rückenflosse des Seepferdchens, in welchen offenbar — wohl im Zusammenhang mit der relativ geringen in reichliches

1) J. Ogneff, Einige Bemerkungen über den Bau des schwach elektrischen Organs bei den Mormyriden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 32. 1898.

2) A. Rollet, Über die Flossenmuskeln des Seepferdchens *(Hippocampus antiquorum)* und über Muskelstruktur im allgemeinen. Arch. f. mikr. Anatomie Bd. 32. 1888.

Sarkoplasma eingebetteten kontraktilen Substanz — ein energisches Zuckungsvermögen fehlt, morphologisch als eine Übergangsform zur elektrischen Platte deuten.

Meine Befunde an dem elektrischen Organ von *Raja clavata* gewann ich an einem Material, das ich während eines Aufenthaltes auf Helgoland dank dem liebenswürdigen Entgegenkommen des Direktors der biologischen Anstalt, Professor Dr. Heincke, sammeln und zum Teil verarbeiten konnte. Die Konservierung geschah in Kaliumbichromatosmiumsäure und Osmiumsäure, in beiden Fällen unter Nachbehandlung mit Kaliumbichromatlösung von 1% und 2% und späterer Färbung mit Hämateïn und Alauncochenille. Der Erhaltungszustand der fertigen Präparate ist ein vorzüglicher. Auch die Untersuchung des frischen Organes wurde reichlich berücksichtigt. Ich berichte an dieser Stelle ausschließlich über die Plattensubstanz in dem angegebenen Sinne.

Wer zuerst die elektrischen Platten von *Raja* an Flachschnitten und Querschnitten untersucht, der dürfte in der Regel so erstaunt sein, wie Rollet bei dem Anblick der Flossenmuskeln von *Hippocampus*. So erging es auch mir. Es ist nicht nur die völlige Eigenart der „mäandrischen" oder Blätterschicht, welche frappierend wirkt, sondern auch die Deutung der diese umhüllenden Masse, die als vordere (kopfwärts gelegene) und hintere Rindenschicht bezeichnet werden, macht zunächst große Schwierigkeiten. Vordere und hintere Rindenschicht gehen am Rande der Platte kontinuierlich ineinander über und bilden zusammen sonach einen geschlossenen Mantel um die Blätterschicht. Hierbei ist die vordere Rindenschicht, d. i. diejenige, welche die Nervenendigung aufnimmt und sich elektronegativ verhält, eine einfache, im allgemeinen gleichmäßig dicke Lage, während die hintere Rindenschicht durch die ansehnlichere Dicke und die zahlreichen Leisten und Gruben, welche sie trägt, im Flächenbild ganz an das Flächenbild der abgelösten menschlichen Epidermis von der Hand oder Fußinnenfläche erinnert. Dies Verhalten hat ihr den alten Namen „Schwammkörper" eingetragen. Doch ich will mich jetzt nur mit der histologischen Auffassung der Rindenschichten beschäftigen. Die Untersuchung des frischen wie die des konservierten Objektes ergibt mit Sicherheit, dass es sich um ein einheitliches Protoplasma mit zahllosen eingelagerten Kernen handelt. Die Auffassung, dass hier Zellen in einer Interzellularsubstanz liegen, und es sich „um ein recht schwieriges Gewebe" handelt, ist irrtümlich. Wie aber ist diese entstanden? Während in den meisten Fällen die Kerne unmittelbar in das Protoplasma eingebettet liegen, finden wir in anderen um diese Kerne hell erscheinende, hofartige Zonen. Sie können gegen das Protoplasma eine scharfe Abgrenzung zeigen, die den falschen Eindruck einer Membran erweckt, und diese

Abgrenzung ist häufig durch einen Ring (bezw. Kugelschale) stärker granulierten Plasmas hervorgehoben. Niemals aber erhält man in Zupfpräparaten frischer oder konservierter Teile eine Zelle, sondern immer nur Kerne, in voller Übereinstimmung mit dem, was die Schnittbilder bestkonservierter Objekte ergeben[1]). Alles das wird durch die zahlreichen Zeichnungen meiner Präparate, welche von einem objektiven Zeichner gefertigt wurden, auf das deutlichste erwiesen. Dass innerhalb der protoplasmatischen Grundlage der Zellkern von einer homogeneren Schicht umgeben ist, hat nichts Auffallendes und wird oft in Zellen beobachtet. Über die Bedeutung dieser, wie es scheint, für das Leben in der Zelle wichtigen, auftauchenden und wieder vergehenden Kernzone des Protoplasmas wissen wir nichts. In jungen Amphibieneiern steht sie, wie ich früher gezeigt habe, mit der Auflösnug des Dotterkerns in naher Beziehung.

Was ich hier für die Plattensubstanz von *Raja* angebe, gilt in gleicher Weise auch für *Torpedo*. Auch hier handelt es sich nicht um Zellen, welche in die Platte eingelagert sind, sondern um Kerne innerhalb einer kontinuierlichen Plasmamasse. Ich kenne sehr wohl die Bilder, welche eine hellere um den Kern gelegene Zone nach außen gelegentlich durch eine ziemlich scharfe Linie begrenzt erscheinen lassen, sie entspricht aber durchaus nicht einer Membran, sondern ist nur der Ausdruck der scharfen Abgrenzung jener Kernzone gegen die übrige Plattensubstanz. Das hat mir mein vortrefflich konserviertes, aus Neapel erhaltenes Material ebenso wie das in Triest untersuchte Objekt mit Sicherheit ergeben.

Ich bin schon nach diesen Befunden von der Richtigkeit der schon von meinem Vater ausgesprochenen Angaben über den Bau der Platten vollkommen überzeugt: „Die Platten der echten elektrischen Organe sind Scheiben, in deren Innerem in gewissen Abständen ovale oder kugelige Kerne eingesprengt liegen, hie und da von wenig feinkörniger Substanz umgeben. Die Platten der sogenannten pseudoelektrischen Organe zeigen dieselben Kerne.“[2])

Wie haben wir nach dem Gesagten die Substanz der elektrischen Platte aufzufassen? Es handelt sich um eine kernreiche Protoplasmamasse, eine Energidenkolonie im Sinne von J. Sachs oder eine plasmodiale Masse im Sinne von A. Kölliker und

1) Sehr deutlich wird auch die Unrichtigkeit der Auffassung, dass es sich bei der Platte um Zellen handelt, welche in Zwischensubstanz eingebettet liegen — etwa wie die Knorpelzellen in den hyalinen Knorpel — dadurch erwiesen, dass alle Übergänge zwischen unmittelbar in die Plattensubstanz eingelagerten Kernen und solchen gefunden werden, welche von einem besonderen „Zellkörper“ umgeben sind. Bald ist die umgebende Zone ganz schmal, bald breiter, bald durch wenige, bald durch mehr Granula gegen die umgebende Substanz abgegrenzt.

2) Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871. I, S. 125.

R. Bonnet. Ja, wir können auch jede Platte in diesem Sinne als eine zahllose Kerne einschließende Riesenzelle deuten. Der gleichen Auffassung kann auch für die quergestreifte Muskelfaser ihre Berechtigung nicht abgesprochen werden, da diese aus einer einfachen Zelle unter enormer Kernvermehrung und fibrillärer Differenzierung des Protoplasmas entstanden ist. Sonach erkennen wir eine wesentliche, für das Verständnis der elektrischen Platte wichtige Übereinstimmung in der Morphologie der Muskelfaser und der aus ihr hervorgegangenen Platte, eine Übereinstimmung, die nur auf Grund einer genauen Verfolgung der Histogenese der Platte völlig verstanden werden kann.

Vergleichen wir die den ursprünglichen muskulären Bau am deutlichsten wahrende Platte der pseudoelektrischen Organe mit dem der quergestreiften Muskelfaser, so finden wir in beiden Fällen kontraktile Substanz, bezw. Reste derselben eingebettet in eine kernhaltige plasmatische Substanz, und es drängt sich gleichsam die Überzeugung auf, dass von den beiden Hauptsubstanzen der quergestreiften Faser, die wir seit A. Rollet unterscheiden — der Fibrillensubstanz und dem Sarkoplasma — die erste, wie wir bereits wissen, in die Lamellensubstanz, die letztere in die spezifische Plattensubstanz, das kernreiche Elektroplasma, wie ich es nennen will, sich umwandelt. Die Entwickelungsgeschichte der Platte hat uns seit Babuchin wiederholt gelehrt, dass der sinnfälligste Vorgang bei dieser Umwandlung der ist, dass die zylindrische, lange Faser unter Abnahme des Längendurchmessers und enormer Zunahme des Breitendurchmessers in eine flache Scheibe umgebildet wird. Hierbei wird naturgemäß die Fibrillensubstanz unter Verlust ihrer Funktion auf ein Minimum verkürzt, und die sogenannten Discs wachsen in die Breite zur Blätterschicht aus. Oder die kontraktile Substanz schwindet (bei *Torpedo*) vollständig. Diese Umwandlung vollzieht sich (bei *Raja*) von dem die Nervenzutrittstelle darstellenden, kopfwärts gerichteten Teil der Faser aus, während der kaudale Teil sich als ein langer dünner Fortsatz nicht nur in auffallender Weise bei der den primitivsten Typus darstellenden Platte von *Raja radiata*, sondern, wie mich meine Schnittserien lehren, auch bei *Raja clavata*, dauernd erhält. Die hintere Rindenschicht der Platte geht bei dem gewöhnlichen Rochen in eine lange Faser über, welche die sogenannte (nicht zur Platte gehörige) Gallertschicht durchsetzt und sich durch das Vorkommen von quergestreifter Substanz noch deutlich als der nicht in die Platte umgewandelte Teil der Muskelfaser zu erkennen gibt. Infolge seiner Zartheit und seines nicht gradlinigen Verlaufes wird dieser Plattenstiel von Schnitten des Organes leicht übersehen. Man findet ihn nur ganz und deutlich an sehr dicken Schnitten.

in denen er nicht zerschnitten ist. Unsere Hauptfrage bleibt die, ob wir berechtigt sind, die plasmodiale kernführende Substanz der Platte als aus dem Sarkoplasma hervorgegangen zu deuten. Hierüber kann naturgemäß nur die entwickelungsgeschichtliche Untersuchung definitiven Aufschluss geben; sie wird zu entscheiden haben, ob sich ein allmählicher Übergang des sarkoplasmatischen Teils der Faser in das Elektroplasma der Platte in allen Stadien verfolgen lässt. Die bisher vorliegenden histogenetischen Angaben drängen die Richtigkeit solchen Geschehens geradezu auf. Bevor ich auf diese kurz eingehe, will ich jedoch hervorheben, dass auch das Organ des erwachsenen Tieres einen solchen allmählichen Übergang deutlich erkennen lässt. Er findet sich an dem oben erwähnten Stiel der Platte bei *Raja clavata*. Dieser erhebt sich ungefähr aus der Mitte der Platte mit konischer Basis. Zunächst macht er einen rein plasmatischen Eindruck. In die Substanz sind zahlreiche Kerne von spindelförmiger, ovaler und runder Form eingelagert. Untersucht man aber eine Anzahl von diesen eigenartigen Plasmafäden genauer, so findet man stellenweise in das Plasma eingelagerte quergestreifte Substanz, immer nur einzelne Gruppen von Discs, zwischen welchen wieder von quergestreifter Masse völlig freie Regionen des Stieles liegen. Außer den der Mehrzahl nach ovalen, mit der Längsache in der Richtung des Stieles liegenden Kernen, die ich einmal, wie oft die Plattenkerne, von helleren Zonen umgeben fand, enthält das Stielplasma dieselben in Osmiummischungen dunkel gewordenen Granula, welche sich in der Plattensubstanz finden. Es kann nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass der Plattenstiel der kaudale Rest der Muskelfaser ist, aus deren den Nerveneintritt aufnehmendem kephalem und elektronegativem Teil die Platte hervorging. Der Stiel besteht deutlich aus den beiden Substanzen der Faser, von denen das Sarkoplasma mit den Kernen den Hauptteil, streckenweise den einzigen Teil und die kontraktile Substanz den untergeordneten und funktionslos gewordenen Bestandteil darstellt.

Das färberische und das optische Verhalten des sarkoplasmatischen Stielanteiles ist genau dasselbe wie das der Plattensubstanz; der Übergang des Sarkoplasmas des Stieles in die Plattensubstanz ist kontinuierlich, so dass das Sarkoplasma des Stieles einfach zu dem scheibenförmigen Elektroplasma gleichsam anschwillt. Am konischen Stielübergang in die Platte werden die ovalen Kerne des Stieles allmählich kugelförmig; die Granulierung des Stielplasmas geht ohne jede Grenze in die gleiche Granulierung der Platte über.

So lehrt also die Untersuchung des elektrischen Organes von *Raja clavata*, dass die Plattensubstanz — abgesehen von der mäandrischen oder Blätterschicht — dieselbe ist wie die, welche wir

in dem Plattenstiel als Sarkoplasma finden, und wir kommen schon ohne histogenetische Befunde zu der Auffassung, dass die Hauptmasse der elektrischen Platte ein zu hochgradiger Massenentwickelung gesteigertes kernreiches Sarkoplasma ist. Und wenn wir zu der einfachen Auffassung berechtigt sind, dass die typische Energieentwickelung in derjenigen Substanz des Organes erfolgt, welche seine Hauptmasse bildet, so liegt es nahe, in diesem Sarkoplasma den Sitz der elektromotorischen Wirksamkeit zu vermuten. Wir erinnern uns hierbei wieder der Worte Th. W. Engelmann's, dass bei der Umwandlung der Muskelfaser in die Platte mit der zunehmenden Steigerung der elektromotorischen Fähigkeiten auch die Substanz zunehmen müsse, an welche diese gebunden sind. Nach dieser meiner Auffassung kommen wir zu der, wie mir scheinen will, einfachen Auffassung, dass Muskelfaser und elektrische Platte in den beiden Hauptsubstanzen, Fibrillen und Sarkoplasma, eine entgegengesetzte Proportionalität zeigen: Die Muskelfaser — reichliche Fibrillensubstanz, weniger Sarkoplasma, reichliche mechanische, geringere elektrische Energie; die elektrische Platte — wenig oder keine Fibrillensubstanz, reichliches Sarkoplasma, kein Zuckungsvermögen, lebhafte Umsetzung chemischer in elektrische Energie.

Ich bin mir wohl bewusst, dass über diese Auffassung, nach welcher der Umsatz der chemischen in elektrische Energie innerhalb der enormen Protoplasmamassen des elektrischen Organes erfolgt, der Physiologie das definitive Urteil zusteht, worauf ich weiter unten noch eingehe, obwohl ich dies im allgemeinen Berufeneren überlasse. Hier will ich zunächst noch unsere bisherigen histogenetischen Kenntnisse der elektrischen Platte so weit berücksichtigen als sie die von mir begründete histologische Auffassung betreffen.

Schon Babuchin, der Entdecker der muskulären Anlage der elektrischen Organe, hat deutlich sprechende Angaben über die Entwickelung der Plattensubstanz gemacht[1]). Er beschreibt, wie bei *Raja* das vordere Ende der Faser unter starker Vermehrung der Muskelkerne anschwillt und die zylindrischen Muskelfasern sich in birnförmige, „geschweifte" Körper umwandeln. Später atrophieren die „Schweife", und es bleiben so die späteren „Kästchen". Der Rest des Protoplasmas, der nicht quergestreifte Substanz geworden, wandelt sich in den kernreichen Schwammkörper um, die Lamellensubstanz entsteht durch komplizierte Faltungen der quergestreiften Substanz.

Hiermit stimmen die Angaben von Ewart[2]) völlig überein:

1) Babuchin, Über die Bedeutung und Entwickelung der pseudoelektrischen Organe. Zentralblatt für die mediz. Wissenschaften. 1872 Nr. 35.

2) J. C. Ewart, The Electrical Organ of the Skate. On the Development

seine Abbildungen, ebenso wie diejenigen von Engelmann[1]), welcher die Ewart'schen Präparate von *Raja radiata* und *Raja circularis* nachzuuntersuchen Gelegenheit hatte, und welchem außerdem von Muskens neu gefertigte Präparate von *Raja clavata* vorlagen, sprechen deutlich, so dass es geradezu auffallend ist, dass die sarkoplasmatische Natur der ganzen (nicht als Fibrillenreste zu deutenden) Plattensubstanz nicht deutlich ausgesprochen wurde.

Ewart's Mitteilungen beziehen sich vornehmlich auf *Raja batis*. Die ersten Spuren der Muskelumwandlung treten bei 7 cm langen kiementragenden Embryonen auf. Das proxinale Ende der Faser, die Nervenzutrittsstelle, schwillt kolbenförmig an, die Muskelkerne vermehren sich reichlich, nehmen Kugelform an und ordnen sich an der Nervenzutrittstelle innerhalb des kolbigen Endes zu einer im Durchschnitt einreihigen Scheibe an. Sie wird zur vorderen Rindenschicht. Die Breitenzunahme des vorderen Faserendes steigert sich, und die kolbige Verdickung erscheint nun als eine dicke Platte, an welcher der kaudale, nicht veränderte Teil der Faser wie ein fadenförmiger Anhang erscheint. An der Stelle, wo dieser von dem scheibenartig umgebildeten Teil nach hinten abgeht, wuchert die kernreiche Masse und bildet durch Oberflächenvergrößerung in Form von Gruben umschließenden Leisten den Schwammkörper (d. h. die hintere Rindenschicht). Er wird von Ewart passend mit dem Bilde verglichen, welches der Anblick der Innenfläche der ausgedehnten Froschlunge bietet. Die Blätterschicht geht aus dem kontraktilen Teil des scheibenartig umgewandelten Faserteiles durch Breitenwachstum hervor.

Für *Torpedo*, bei dem das entwickelte Organ keinerlei genetische Beziehungen zu der Muskelfaser mehr erkennen lässt, haben außer Babuchin besonders die Untersuchungen von Fritsch[2]) und Ogneff[3]) uns Aufschluss gegeben. Nach Fritsch werden mit der Umbildung der Muskelfasern in die Platten die ursprünglich länglichen Kerne kugelförmig und ordnen sich zugleich in querer Richtung reihenweise bezw. scheibenförmig an. Die fibrilläre Längsstreifung verschwindet. Ogneff kam auf Grund seiner ein-

---

of the electrical organ of the *Raja batis*. Philosophical Transact. of the R. Soc. of London. Vol. 179. 1889, S. 399.

Derselbe, On the structure of the electrical Organ of *Raja circularis*. Philos. Transactions Vol. 179. 1889, S. 410. The electrical Organ of *Raja radiata*. Ebenda S. 539.

1) l. c.

2) G. Fritsch, Bericht über die Fortsetzung der Untersuchungen an elektrischen Fischen. Beiträge zur Embryologie von *Torpedo*. Arch. f. Anat. und Physiol. Phys. Abt. 1884. Derselbe, Die elektrischen Fische. 2. Abt. Die Torpedineen. Leipzig 1890.

3) J. Ogneff, Über die Entwickelung des elektrischen Organs bei *Torpedo*. Arch. f. Anat. und Physiol. Phys. Abt. 1897.

gehenden Untersuchungen an *Torpedo* zu der Überzeugung, dass die Substanz der hellen, um die Kerne der Platte auftretenden Zone nicht wesentlich von der übrigen Plattensubstanz verschieden ist. Er wendet sich besonders gegen die falsche Auffassung, dass es sich um in die Platte eingelagerte Zellen handelt. Er beweist, dass die Platten ihrer Genese nach als vielkernige Riesenzellen aufgefasst werden können, und dass das Protoplasma der Platten direkt aus dem Sarkoplasma der Muskelfaser hervorgeht. So kommt Ogneff zu einem mit meinen Angaben völlig übereinstimmenden Resultat. Unsere Auffassung bedarf — das verhehle ich mir nicht —, obwohl sie sehr wahrscheinlich ist, einer nochmaligen genauen embryologischen Untersuchung, welche ich demnächst auszuführen gedenke.

Unter den Physiologen hat in den letzten beiden Jahrzehnten die Frage auf der Tagesordnung gestanden, ob die elektromotorische Wirkung in den Nervenendigungen des Organs oder in den von der Muskelfaser abstammenden Teilen, d. h. in der Plattensubstanz selbst zu suchen sei. Die letzte diese Frage auf Grund von experimenteller Untersuchung an *Torpedo* behandelnde Arbeit ist diejenige von S. Garten[1]), die in Neapel entstand.

Garten lehrte uns das Verhalten des elektrischen Organs der Zitterrochen nach Durchschneidung der zutretenden Nerven (sowie nach Behandlung mit Curare und Veratrin) kennen. Die Nervendurchschneidung führte zu völliger Unerregbarkeit des Organs bei indirekter und direkter Reizung. Trotzdem waren mikroskopisch noch keine Veränderungen „an der Nervenendausbreitung oder an dem sarkoplastischen Teile des Organes zu beobachten". Garten fasst seine Resultate wie folgt zusammen: „Alle am elektrischen Organ des Zitterrochens beobachteten Erscheinungen stehen jetzt mit der Annahme in Einklang, dass die Nervenendausbreitung selbst oder ein funktionell innig mit dieser verbundenes Gebilde, das elektromotorisch Wirksame im elektrischen Organ der Zitterrochen darstellt. Insbesondere ist es die nach der Nervendurchschneidung rasch auftretende indirekte und direkte Unerregbarkeit des Organes, welche die früher viel vertretene Annahme des muskulären Ursprungs der elektromotorisch wirksamen Bestandteile zu einer sehr unwahrscheinlichen machen."

Ohne die Bedeutung der Garten'schen Experimentaluntersuchung im geringsten anzweifeln zu wollen, möchte ich doch die

---

1) S. Garten, Beiträge zur Physiologie des elektrischen Organes des Zitterrochen. Abh. d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. 25. 1899. Hier findet sich auch eine umfassende Literaturzusammenstellung der Physiologie der elektrischen Organe.

Frage aufwerfen, ob denn überhaupt — wenigstens für *Torpedo*, um den es sich hier handelt — eine derartig scharfe Trennung von „Nervenausbreitung oder einem funktionell innig mit dieser verbundenem Gebilde" einerseits und Teilen „muskulären Ursprungs" andererseits statthaft ist. Jenes „funktionell innig mit der Nervenendausbreitung verbundene Gebilde" ist eben selbst Plattensubstanz, die ja auch nicht ohne Berechtigung als das Homologon einer motorischen Endplatte — nach meiner Überzeugung, histologisch ausgedrückt, einer starken Ansammlung von kernreichem Sarkoplasma — betrachtet wird. Die Plattensubstanz aber ist muskulären Ursprungs. In diese geht die Nervenendausbreitung kontinuierlich über. Trotz der zahlreichen Arbeiten, welche über die Endigung der Nervenfasern in dem elektrischen Organ von *Torpedo* erschienen sind, ist eine definitive Einigung noch nicht erzielt. Als gesichert kann die bereits von Kölliker und meinem Vater beschriebene netzförmige Endigung betrachtet werden, die neuerdings auch von Ballowitz und zuletzt von Garten gut abgebildet ist. Sie ist an Osmiumpräparaten — aber nur an diesen gut — und auch am frischen Objekt, an den ersteren besonders gut nach Färbung mit Hämateïn, vortrefflich zu sehen, und gelegentlich wieder auftauchende Behauptungen, dass die Nerven „frei" endigen, beruhen auf mangelhafter Beobachtung oder Konservierung. Nicht gesichert aber ist bisher die Art der Beziehung dieses Nervenendnetzes zu der Plattensubstanz. Es hat dies meiner Überzeugung nach wesentlich seinen Grund darin, dass diese „Beziehung" in einer zur Platte vertikalen Richtung erfolgt, also an der dem Untersucher auf dem Objektträger vorliegenden Platte in der Richtung der optischen Achse des Mikroskopes. Hier sieht man, wenn das der ventralen Plattenfläche entsprechende Nervennetz nach oben liegt, direkt darunter das Netz der Boll'schen Punktierung (Boll'sche Granula) oder das von Ballowitz genauer beschriebene Netz der normalerweise vertikal zur Platte gerichteten „elektrischen Stäbchen" („cils electriques" Ranvier.) Von diesen hat zuerst Boll in seiner vortrefflichen Arbeit über das *Torpedo*-Organ eine gute Beschreibung gegeben. Er sah von der Unterfläche des nervösen Terminalnetzes ein System „stiftförmiger Fäserchen" ausgehen, „welche senkrecht in die Substanz der elektrischen Platte eindringen und somit alle frei aufhören." Ich habe nun bei meinen Plattenisolierungen eine bisher infolge ihrer außerordentlichen Zartheit kaum beachtete Stelle in der Platte gefunden, welche in schönster Weise an gefärbten oder ungefärbten *Osmium*-Präparaten bei Untersuchung in schwach lichtbrechenden Medien die Beziehungen zwischen Nervenendigungen und Plattensubstanz erkennen lässt. Es ist der äußerste schmale und dünne Saum der Platte, von welchem man auch bei vorsichtiger Präparation immer nur Teile im Zusammenhang mit der Platte

erhält. In diesen Saum treten typische Endbüschel markloser Fasern ein, deren Äste radiär zum äußersten Plattenrand verlaufen. Der Saum ist aber so dünn, dass der Übergang der Endigungen in die Plattensubstanz nicht mehr, wie in der ganzen Platte vertikal zur Platte erfolgt, sondern den Plattenflächen parallel oder horizontal. Dadurch liegen bei Flächenansicht des intakten Plattensaumes die Endigungen der Nerven hier dem Beobachter in flacher Ausbreitung so klar vor, wie sie nicht der dünnste Horizontalschnitt (senkrecht zu der Säulenlängsachse geführte Schnitt) zeigen könnte, dies um so weniger, als der Rand nicht genau horizontal verläuft. Schon mit einem guten starken Trockensystem, besser mit der Ölimmersion, sieht man nun die Endigungen, welche radiär und fast parallel verlaufend aus den in den Plattensaum eintretenden Ästchen hervorgehen, in die Boll'sche Punktierung kontinuierlich übergehen, derart, dass die Endigungen sich einfach in die feinen Granula auflösen. Diese Beobachtung wird dadurch erleichtert, dass die Boll'schen Granula genau in der Richtung der Nervenendigungen weiter nach dem Plattenrande aufgereiht verlaufen. Jedes Fäserchen setzt sich, einen deutlich granulierten Bau annehmend, in eine gleichgereihte Boll'sche Pünktchenreihe fort. Schließlich gehen diese Pünktchenreihen am Rande des Saumes kontinuierlich und arkadenförmig ineinander über. Ein ganz schmaler Teil des Saumes — der äußerste — bleibt noch jenseits dieser Arkaden frei. Diese Bilder sind so klar, dass ich es für unbedingt nötig halte, dass in Zukunft jeder, der sich mit der Untersuchung des *Torpedo*-Organes befasst, sein besonderes Augenmerk auf diesen Rand des Organs richtet. Vorbedingung für deutliche Bilder ist möglichst glatte Konservierung der Platten in Omniumsäure und Isolierung von zwei zusammenhängenden Platten. Dann wird das Objekt in zwei Hälften oder vier Quadranten mit der Scheere geteilt und von der Mitte aus wird unter dem Präpariermikroskop vollends gespalten. Freilich bedarf es besonderer Vorsicht am Rande; aber die Mühe wird reichlich belohnt durch den Einblick in die Art und Weise, wie hier feinste Nervenenden kontinuierlich in Protoplasma übergehen. Als Medium benutzte ich entweder Wasser oder, wenn das Präparat aufgehoben werden soll, eine Mischung von konzentrierter wässriger Lösung von Kalium aceticum, Methylalkohol und Wasser zu gleichen Teilen.

Berichtigung.

In Bd. XXVI, p. 455 ist das t in Gatze zu streichen, p. 539, III. Abs. ist zu lesen „größere" statt „größer", und p. 544 soll stehen: „4300 Liter Raupen und Puppen" statt „4300 tote Puppen".

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark. Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVI. Bd. 15. September 1906. № 20.

Inhalt: Steinbrinck, Über Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen. — Rádl, Einige Bemerkungen und Beobachtungen über den Phototropismus der Tiere. — Spuler, Über einen parasitisch lebenden Schmetterling, *Bradypodicola hahneli* Spul. — W. Rosenthal, Beobachtungen am Hühnerblut mit stärksten Vergrößerungen und mit dem Ultramikroskop.

Über Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen.

Von C. Steinbrinck.

Mit 28 Abbildungen.

I. Einleitung.

Durch sein berühmtes Werk „Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen mit vergleichenden Ausblicken auf die übrigen Pflanzenklassen“ hat Schwendener im Jahre 1874 die Pflanzenanatomie bekanntlich in eine neue Richtung gelenkt und damit der Botanik ein ausgedehntes Gebiet eröffnet, auf dem sich eine so reiche Tätigkeit entfaltet hat, dass der zusammenfassende Bericht, den Haberlandt darüber in seiner „Physiol. Pflanzenanatomie“ gibt, schon in der zweiten Auflage von 1896 einen Band von 550 Seiten füllte. In dem erwähnten Werke hatte Schwendener nun gezeigt, in wie ökonomischer Weise die Natur diejenigen Zellelemente im Pflanzenkörper verteilt, welche die Form und den Zusammenhang seiner Organe gegenüber biegenden, ziehenden und abscherenden äußeren Kräften sichern. Es erregte Aufsehen, dass sich in dem „statischen Gewebesystem“ der Pflanzen, ebenso wie im Knochengerüst der Tiere, vielfach solche Konstruktionen wiederfinden, wie sie dem Techniker vom Brücken-, Häuserbau u. s. w. geläufig sind. Nun gibt es aber in Pflanzen-

organen auch Einrichtungen, die im Gegensatz zu jenen Strukturen darauf angelegt sind, in einer bestimmten Entwickelungsperiode den Zusammenhang der Gewebe zu sprengen und die Form der Organe in biologisch-vorteilhafter Weise zu verändern. Es sind dies vornehmlich solche Behälter, in denen Samen, Pollenkörner und Sporen erzeugt werden. Die Sprengung und Deformation derselben tritt zu ihrer Reifezeit ein, wenn die genannten Fortpflanzungskörper in Freiheit gesetzt werden sollen, und zwar gewöhnlich unter Wasserverlust, der schließlich zum Vertrocknen führt. Hinsichtlich dieser Organe sind schon vor dem Erscheinen des Schwendener'schen Werkes Untersuchungen begonnen und bis in die neueste Zeit fortgesetzt worden, welche sich auf die anatomischen Ursachen dieser Formänderungen richteten und darauf abgezielt haben, auch im Bau ihrer „dynamischen", d. h. die Krümmungsbewegungen bewirkenden Gewebe einen gemeinsamen „Plan" oder eventuell mehrere leitende „Prinzipien" aufzufinden.

Infolge einer Aufforderung des Herrn Prof. Goebel habe ich als der bei diesen Forschungen am meisten Beteiligte die Aufgabe übernommen, über die hauptsächlichsten und biologisch interessantesten hierbei gewonnenen Resultate zusammenfassend zu berichten. Eingehende mikroskopische, sowie mathematisch-physikalische Studien haben dazu geführt, dass das gewünschte Ziel hinsichtlich der trocken aufspringenden Samenbehälter etwa i. J. 1891 erreicht wurde. Durch die Mitarbeit von Schwendener, A. Zimmermann und Eichholz war es bis dahin gelungen, den Aufbau ihrer dynamischen Gewebe, so überaus mannigfaltig sie auch im einzelnen ausgestaltet sind, einem einzigen in weitestem Umfang gültigen Prinzip unterzuordnen, das später (1898 und 1901) durch Weberbauer bestätigt wurde. Somit lag die Hoffnung nahe, dasselbe auch an den übrigen vorher genannten Organen wiederzufinden. Es gelang dies in der Tat bei den Ausstreuungsvorrichtungen, mit denen die Laubmooskapseln versehen sind (dem sogen. Peristom) i. J. 1897 in hervorragendem Maße. Bei den Sporangien der höheren Kryptogamen und den Pollensäcken der Angiospermen schlug jene Erwartung jedoch fehl. Auf die Erklärung derselben hatten zwar Schinz, Schrodt und Leclerc du Sablon schon seit Jahren ihre Bemühung gerichtet. Von ihnen war aber der Umstand übersehen oder nicht physikalisch-richtig gewertet worden, dass die tatsächlichen Verhältnisse bei den aufspringenden Trockenfrüchten ganz anders liegen, als bei Staubbeuteln und bei den Sporangien der Farne, Schachtelhalme und verwandter Kryptogamen. Bei jenen beginnen nämlich die durch den Wasserverlust verursachten Krümmungen, die das Sprengen des Gehäuses bewirken und die Samenausstreuung zur Folge haben, erst nachdem die Lumina der „dynamischen" Zellen

ihr Füllwasser vollständig abgegeben haben und die Austrocknung auf die Zellwände übergreift. Ihr Mechanismus hängt daher aufs engste mit der fortschreitenden Schrumpfung der Zellmembranen zusammen. Bei Staubbeuteln, sowie bei Farn-, Schachtelhalm-, *Selaginella*- und Lebermoossporangien ist dagegen von verschiedenen Seiten konstatiert worden, dass die Lumina ihrer dynamischen Zellen mit Zellsaft noch ganz erfüllt sind, oder gar anscheinend ihr lebendes Protoplasma und unveränderte Zellkerne noch enthalten, nachdem diese Behälter bereits aufgesprungen und die Austrocknungsbewegungen der getrennten „Klappen" weit vorgeschritten sind.

Unter solchen Umständen sind selbstverständlich auch die den Zellsaft umschließenden Membranen noch reichlich imbibiert; die erwähnten, durch den Wasserverlust hervorgerufenen Krümmungen können somit nicht auf der Membranschrumpfung beruhen. Es sind hier ganz andere Betriebskräfte vorhanden, unter denen die Adhäsion des Zellsaftes an der umschließenden Wandung und seine eigene Kohäsion eine Hauptrolle spielen. Wenn der flüssige Zellinhalt nämlich Wasser in Dampfform an die Atmosphäre abgibt, büßt er mehr und mehr an Volum ein und muss sich daher entweder von der Zellwand ablösen bezw. in sich selbst zerreißen, wenn diese Wandung fest genug gebaut ist, um ihre Form und die ursprüngliche Größe des umschlossenen Zellraumes zu wahren; oder Zellsaft und Protoplasma bleiben an der Membran haften und ziehen sie beim Wasserverlust in Falten hinter sich her, ins Zellumen hinein, falls der Widerstand der Wand nicht groß genug ist, um die Anziehung der flüssigen Teilchen zueinander (und zur Wand) zu überwinden. Eine derartige Kohäsionswirkung des Wassers[1]) wurde 1897 von Schrodt und von mir zunächst bei Farnsporangien aufgefunden. Kamerling, der ihre allgemeinere Bedeutung für zartwandige Pflanzengewebe zuerst erkannte, hat 1898 für derartige Einrichtungen den Namen „Kohäsionsmechanismen" vorgeschlagen und sie von den vorher besprochenen „Schrumpfungsmechanismen" scharf geschieden. Seit jener Zeit habe ich mich nun bemüht, einerseits die allgemeinen Bedingungen der Kohäsionsleistungen des Wassers in der Pflanze nach verschiedenen Richtungen hin physikalisch zu klären, anderseits eine Reihe von Spezialfällen auf ihren Kohäsionsmechanismus durch möglichst eingehende anatomische und physikalische Untersuchungen zu prüfen.

Im nachfolgenden Berichte soll nun in den Abschnitten II und III zunächst eine eingehendere Charakteristik der Schrumpfungs-

1) Die Kohäsion des Wassers ist, wenn dasselbe durch Adhäsion an eine benachbarte Wandung verhindert wird, sich zu feinen leicht zerreißbaren Fäden auszuziehen, weit größer als der Laie gewöhnlich annimmt und kann mehrere Atmosphären übersteigen.

und Kohäsionsmechanismen im allgemeinen gegeben werden, wobei wir uns an einfache, leicht auszuführende Versuche halten und die Auseinandersetzung über die verschiedenen anatomischen Kennzeichen, aus denen wir die speziellen Konstruktionspläne erschließen können, oder über verschiedene Wege, auf denen die Natur zum Ziele gelangt, an passend gewählte Beispiele knüpfen. In den beiden folgenden Abschnitten IV und V mögen dann noch einige weitere Einzelfälle angefügt werden, um zu illustrieren, in welcher Mannigfaltigkeit und, man möchte sagen, mit welcher genialen Kunst die erwähnten Hilfsmittel von der Pflanze in biologischem Interesse verwertet werden.

Übrigens hoffe ich, dass die mitzuteilenden Erfahrungen auch über den beschränkten Rahmen der „pflanzlichen Ingenieurkunst" hinaus und zwar namentlich für die Theorie der Quellungserscheinungen organischer Körper überhaupt von Interesse sein werden. Während nämlich die Eigenart der Schrumpfungsvorgänge in den Membranen bis in Einzelheiten hinein mit Nägeli's micellarer Auffassung der Quellung in Einklang steht, wonach diese auf dem Auseinanderdrängen der kleinsten voneinander isoliert gedachten festen Teilchen (Micelle) durch das eindringende Wasser beruhen soll, liefern die Vorgänge, die sich in den Kohäsionsmechanismen abspielen, ein ausgezeichnetes Vergleichsmaterial für Bütschli's Vorstellung, dass die organischen Substanzen durchweg einen wabenartigen Bau besäßen und das Quellungswasser in die vorgebildeten Hohlräume dieser Waben aufnähmen, die beim Austrocknen in ähnlicher Weise zerknittert werden und bei neuem Wasserzutritt in gleicher Weise wieder aufschwellen sollen wie die dynamischen Zellen jener Mechanismen. Wir kommen auf diese Frage zurück, wenn erst die Physik der Kohäsionsvorrichtungen eingehender erklärt worden ist (s. S. 677).

II. Allgemeine Charakteristik der Schrumpfungsmechanismen.

a) Ihr wichtigstes dynamisches Bauprinzip.

Wir kennen eine Anzahl von Gewächsen, die ihre Samengehäuse bei feuchter Witterung öffnen, bei eintretender Trockenheit aber wieder abschließen, ihre Samen somit nur während der Regenzeit entlassen. Es sind dies namentlich Bewohner von Landstrichen, in denen lange Perioden der Dürre durch kurze Regenperioden unterbrochen werden (wie der syrisch-arabischen Wüste, der Hochflächen Südafrikas u. s. w.). Unter solchen Umständen kann es der Pflanze von Vorteil sein, wenn sie ihre Samen vor dem Versinken in tiefe Spalten des von Trockenheit zerklüfteten Bodens oder vor der Entführung nach Orten, die für die Vegetation ungeeignet sind, durch heftige Stürme, schützen und sie erst zu einer Zeit freigeben, wenn sie sich an Ort und Stelle rasch zu ent-

wickeln vermögen. Eine solche Einrichtung treffen wir z. B. bei den Eisgewächsen (*Mesembryanthemum*) Südafrikas, bei der Jerichorose der nordafrikanischen und westasiatischen Einöden u. a., merkwürdigerweise aber wenigstens in gewissem Grade auch bei einigen Bewohnern unserer Flora. Diese lassen ihre Samenbehälter nämlich zwar beim Austrocknen aufspringen, öffnen sie recht weit aber erst bei nachfolgender Benetzung. Die Abbildung eines solchen Falles liefert unsere Fig. 25. Ascherson hat diese Erscheinung als Hygrochasie bezeichnet. Wie in der Einleitung erwähnt worden ist, haben die Phanerogamen meist xerochastische Samenkapseln, die, beim Austrocknen aufspringend, sich bei Regenfällen wieder schließen. Offenbar machen sich diese Pflanzen den Umstand zunutze, dass die Samen in trockenem Zustande durch Windstöße eine weitere Verbreitung finden können, als, wenn sie durch Wasserdurchtränkung spez. schwerer geworden wären oder gar aus den geöffneten Kapseln durch den Regen ausgewaschen und gleich an Ort und Stelle auf den Erdboden gespült würden. Im Zusammenhang hiermit steht unzweifelhaft auch der Umstand, dass die Samenbehälter, wenn sie ihre Samen nicht selbsttätig ausschleudern, gewöhnlich so gestaltet und gerichtet oder die Samen so geformt sind, dass diese nach dem Aufspringen ihrer Gehäuse nicht „von selbst" herausfallen, sondern erst durch Windstöße, vorüberhuschende Tiere u. s. w. herausgeschüttelt werden. Zum Belege hierfür sei nur daran erinnert, dass die Kapseln von Glockenblumen (*Campanula*), die sich bei der Reife mit drei Poren öffnen, wenn sie steil aufrecht gestellt sind, diese Poren am apikalen Ende tragen, am basalen Ende dagegen, wenn sie zur Reifezeit nicken.

Wir dürfen es also als eine für die Pflanze im allgemeinen vorteilhafte Einrichtung betrachten, dass das Aufspringen ihrer Früchte erst dann beginnt, wenn der Feuchtigkeitsgehalt der Umgebung soweit gesunken und die Austrocknung der Frucht- und Samengewebe soweit gestiegen ist, dass selbst die Zellmembranen ihr Imbibitionswasser abgeben müssen. Ehe man über das Zustandekommen der „hygroskopischen Krümmungen" hierbei genauere Untersuchungen angestellt hatte, schrieb man dieselben meist dem ungleichen Wasserreichtum, der verschiedenen „Quellungsfähigkeit" zweier antagonistischer Gewebezonen zu. Indem die wasserreichere Schicht bei dem Austrocknen mehr an Volum verlöre als die andere, sollten die Kontraktionsdifferenzen entstehen, die das Aufspringen der Trockenfrüchte zur Folge haben. Diese Auffassung hat sich aber nur in geringem Umfange bestätigt. Denn eine erhebliche Differenz im Wassergehalte antagonistischer Membranen ist vielfach nicht nachzuweisen oder nach dem Ergebnis eingehender Prüfung sogar direkt ausgeschlossen. Die Natur benutzt vielmehr zur Erzielung der nötigen Kontraktionsdifferenzen gewöhnlich eine be-

merkenswerte Eigenschaft der meisten Zellmembranen, nämlich die, dass sie nicht isotrop sind. Diese Anisotropie erstreckt sich nicht nur auf optische, Wärmeleitungs- und Festigkeitsverhältnisse, sondern auch auf die Quellungs- und Schrumpfungsmaße nach verschiedenen Richtungen hin. Jede solche Membran hat eine Richtung, in der sie am stärksten schrumpft und quillt, ferner eine zu der vorigen senkrechte, in der das Maß der Schrumpfung und Quellung am geringsten ist und eine dritte, zu beiden vorigen normal gerichtete mit einem mittleren Betrag der Verkürzung oder Verlängerung. Es bedarf nur einer ungleichen Orientierung dieser Hauptschrumpfungs- und Quellungsachsen in antagonistischen Membranen oder Membranlamellen, um trotz substantieller Identität derselben intensive Trockenkrümmungen zu erzielen.

In der ökonomisch-rationellen Anordnung dieser Schrumpfungsachsen liegt nun das hauptsächliche, die Struktur der dynamischen Membranen bestimmende und ihre Formänderungen beherrschende Bauprinzip der Schrumpfungsmechanismen.

b) Einfache Versuche über die Tragweite dieses Bauprinzips.

Nachdem ich i. J. 1891 die Formänderungen von Plattensystemen mit verschiedenartig gekreuzten Schrumpfungsachsen mathematisch abgeleitet hatte, glückte es mir auch, diese Folgerungen an Doppelplatten aus Lindenbast zu bestätigen. Sehr bald fand dann J. Verschaffelt, dass zur Herstellung geeigneter solcher Doppelplatten gewöhnliches Papier genüge. Auch dieses ist nämlich infolge seines Herstellungsverfahrens anisotrop, und zwar liegen die Achsen der stärksten und schwächsten Flächenquellung und -schrumpfung den Rändern der Papierbogen parallel.

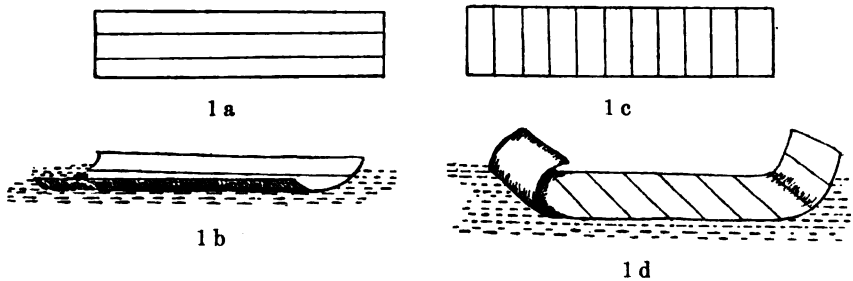
Von dieser Anisotropie kann man sich leicht überzeugen, wenn man z. B. zwei rechteckige Streifchen linierten Briefpapiers, wie in Fig. 1 a und c, parallel und senkrecht zu den Linien geschnitten, auf eine Wasserfläche legt. Man sieht bald, dass sich dieselben nach Art der Fig. 1 b und d aufwärts krümmen. Das eine nimmt die Form einer Rinne an, das andere nimmt einen Anlauf, sich spiralig einzurollen. Diese Formänderungen rühren davon her, dass sich die Unterseite des Papiers mit Wasser imbibiert, während die Oberseite noch trocken ist, und dass sie sich dabei etwa in der Richtung der Lineatur erheblich weniger ausdehnt als senkrecht dazu[1]). Daher

1) Nachträgl. Anm. Nach mündlicher Mitteilung des Herrn Dr. P. Klemm hängt die Anisotropie des Papiers mit der Lagerung zusammen, welche die Fäserchen des Papierbreis bei der Fabrikation annehmen. Diese ordnen sich nämlich größtenteils annähernd parallel zueinander in der Richtung, in der die breiige Masse bewegt wird. Nach dem Trocknen ist senkrecht zu diesen Fäserchen, also quer zur Längsrichtung der Papierbahnen, die Quellung am größten, die Zugfestigkeit dagegen

verflachen sich die Krümmungen von selbst wieder, wenn sich der Streifen gleichmäßig durchtränkt; rascher geschieht dies natürlich, wenn man ihn untertaucht.

Nachdem wir uns so von der Anisotropie unseres Papiers überzeugt haben, versuchen wir nunmehr, die Verhältnisse der pflanzlichen Schrumpfungsmechanismen durch Paare zusammengeklebter Papierstreifen nachzuahmen. Zu diesem Zwecke durchtränken wir zwei Papierrechtecke von gleicher Form, aber ungleicher Lage der Quellungs- und Schrumpfungsachsen (der Lineatur) durch sofortiges Untertauchen erst ganz mit Wasser, kleben sie aufeinander und lassen sie dann, frei an einer Nadel aufgehängt, austrocknen. Das erste Streifenpaar sei so geschnitten, wie es Fig. 1 a und c zeigen. Beim Trockenwerden wird sich c in der Längsrichtung, a in der Quere stärker zusammenziehen; die erstere Kontraktion wird also auf eine Längskrümmung nach Art von Fig. 1 d, die zweite auf eine Querkrümmung nach Analogie von Fig. 1 b, aber nach der entgegengesetzten Seite hinarbeiten. Nun ist aber die

Fig. 1.



Stücke von Briefpapier auf Wasser gelegt, um ihre ungleichmäßige Ausdehnung bei Imbibition zu zeigen. Die Linien auf den Rechtecksflächen geben die Richtung der ursprünglichen Linierung des Papiers an.

physikalische Tatsache zu beachten, dass bei schmalen Komplexen antagonistischer Doppelplatten die Längskrümmung durchweg vorwiegend zur Geltung kommt. Daher tritt an unserem getrockneten Streifenpaar hauptsächlich die spiralige Einrollung nach Art der Fig. 1 d in die Erscheinung. Gewöhnlich lässt sich aber mindestens stellenweise auch die entgegengesetzte Querkrümmung deutlich wahrnehmen[1]). Diese Anordnung der Quellungsachsen ist nun in der Natur bei Trockenfrüchten und Hüllblättern derselben ungemein

am kleinsten. Die Verhältnisse liegen also ähnlich denen, die die Micellartheorie in den natürlichen Pflanzenmembranen annimmt.

1) Ist der Klebstoff nicht ganz homogen, oder ist er ungleichmäßig aufgetragen, oder ist während des Verklebens beim Andrücken das Papier in einer Richtung besonders gezerrt worden, so treten an den getrockneten Streifen Unregelmäßigkeiten auf, die aber die Hauptkrümmungen selten ganz verdecken.

verbreitet und wird meist benutzt, wenn eine Längskrümmung in einer Vertikalebene hervorgebracht werden soll. An den gekrümmten Geweben kann man aber in diesen Fällen sehr häufig auch die entgegengesetzte Querkrümmung wahrnehmen; der beste Beweis dafür, dass hierbei nicht Differenzen der Quellbarkeit, sondern die Kreuzung der Quellungsachsen die Hauptrolle spielen.

Stellen wir uns nunmehr nach Anleitung von Fig. 2 a und b mehrere andere Streifenpaare her, bei denen die Linierung jedesmal nur auf einem der verklebten Rechtecke einem Rande parallel, auf dem anderen dagegen schräg dazu verläuft[1]). Diese Schrägstellung hat zur Folge, dass die Lage der Hauptkrümmungsebenen nicht

Fig. 2.

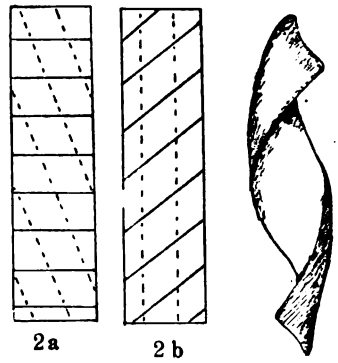


Fig. 3.

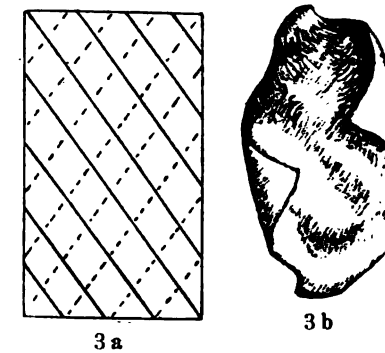


Fig. 2. a und b zwei Paare von Rechtecken aus Briefpapier, die nass aufeinandergeklebt sind. Linierung asymmetrisch. Die starken Linien gehören wie durchweg auch bei späteren Figuren dem vorderen, dem Beschauer am nächsten liegenden Liniensystem an. c ein solches Paar nach dem Austrocknen gewunden.

Fig. 3. a Zwei aufeinandergeklebte Papierblätter mit symmetrischer Linierung. b Die Platte durch Austrocknen tordiert.

mehr dieselbe bleibt, wie im vorigen Falle, sondern ebenfalls zu den Streifenrändern schräg gerichtet sind. Die Einrollung wird daher aus einer spiraligen zu einer schraubigen (s. Fig. 2 c). Der Streifen wird nach dem Trocknen, je nach der Anordnung der Linierung zu den längeren Rechtecksseiten, links oder rechts gewunden sein, indem die Längskrümmung, wie oben gesagt, überwiegt.

Liegen dagegen beide Liniensysteme schräg zu den Rechtecksseiten, jedoch wie in Fig. 3 a symmetrisch zu denselben, so kann theoretisch keine der beiden Krümmungen überwiegen: nach dem Austrocknen sind zwei gegenüberliegende Zipfel nach vorn, die beiden anderen nach hinten gebogen (Fig. 3 b). Die Formänderung

1) Die punktierten Linien gehören in der Figur der hinteren Platte, die ausgezogenen der vorderen an.

hat den Charakter der Torsion angenommen. Ist die Symmetrie in der Lage der Schrumpfungsachsen keine so vollkommene wie in Fig. 3a, so entstehen Zwischenformen zwischen den Fig. 2c und 3b, die je nach dem Grade der Asymmetrie mehr den Typus der schraubigen Windung oder der Torsion tragen (vgl. die späteren Fig. 6d u. e; 22c, e, *f*; 23b, c, d, e).

c) Die mikroskopischen Kennzeichen der Schrumpfungsachsen.

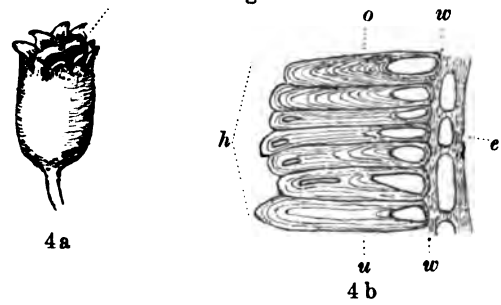
Wir haben soeben erfahren, wie alle in der Natur vorkommenden hygroskopischen Formänderungen, sowohl ebene Krümmungen als auch Windung und Torsion, durch geeignete Kreuzung der Schrumpfungsachsen hervorgebracht werden können. Bei unserem Papier war die Lage dieser Achsen sofort aus der Linierung zu ersehen. Es fragt sich, ob uns auch die Natur so bequeme Mittel in die Hand gibt, durch die wir uns über die Richtung der Schrumpfungsachsen in Zellmembranen leicht orientieren können. Dies ist aber in der Tat vielfach der Fall. Als Kennzeichen dieser Art dienen uns teils Eigentümlichkeiten der anatomisch erkennbaren Membranstruktur, teils die Lage der die Wand durchsetzenden Poren, teils die Richtung der optischen Achsen, die aus der Untersuchung im polarisierten Lichte erhellt. Die optischen Achsen der Zellmembranen fallen nämlich im allgemeinen nach Lage und Größenabstufung mit den Achsen des „Schrumpfungsellipsoids“ [1]) zusammen. Sind die Poren einer Membranfläche nicht kreisförmig begrenzt, sondern einseitig gestreckt, so liegt in der Längsrichtung der Porenmündungen die Achse der geringsten Schrumpfung, senkrecht zu ihr zieht sich die Membranfläche beim Wasserverlust am stärksten zusammen, und noch stärker ist gewöhnlich die Kontraktion der Membran senkrecht zu ihrer Flächenausdehnung, d. h. in radialer Richtung. Wenn dickere Membranen aus einzelnen schalenförmig übereinandergelagerten Schichten zusammengesetzt erscheinen, so gilt von diesen dasselbe, was soeben über die stärkste Kontraktion der Gesamtmembran gesagt ist: Die Schrumpfung senkrecht zu den Schichtflächen ist überall größer als längs denselben. In manchen Fällen kann man aber in den mikroskopischen Bildern von Membranen nicht bloß Schichtlinien, sondern noch ein anderes Liniensystem erkennen, welches die Schichten durchsetzt und als „Streifung“ bezeichnet wird. Auch die Richtung dieser Streifenlinien zeigt in der Flächenansicht die Achse der geringsten Schrumpfung an, senkrecht zu diesen Streifen schrumpft die Membran meist recht erheblich. Es ist hier nicht der Ort dazu, um ausführlicher darüber zu berichten, wie diese Einzelheiten durch Nägeli, Schwendener, A. Zimmer-

1) D. h. desjenigen Ellipsoids, das aus einem kugelförmigen Stück der natürlichen imbibierten Membran beim Austrocknen entsteht.

mann u. a. nach und nach entdeckt worden sind, oder wie man ihren Zusammenhang theoretisch zu deuten gesucht hat. Notwendiger dürfte es sein, die Bedeutung der angeführten Ergebnisse an einzelnen Beispielen zu veranschaulichen.

α) Orientierung durch Schichtlinien. Die Fig. 4 a zeigt die aufgesprungene Kapsel unseres gemeinen Leinkrautes (*Linaria vulgaris*). Das Öffnen derselben ist erfolgt, indem sich rechts und links von der Scheidewand *s* einige Zähne abgelöst und nach außen und unten zurückgeschlagen haben. Es liegt also der Fall einer einfachen Längskrümmung vor. In Fig. 4 b ist ein Stückchen eines radialen Längsschnittes dargestellt, der durch das hierbei beteiligte Zellgewebe eines Zahnes geführt ist. Es besteht aus den längsgestreckten Zellen der Innenepidermis *e* und aus einer Lage tafelförmiger stark verdickter Zellen *h*, die in unserem Schnitt pallisadenartig gestreckt erscheinen. Ihre Verdickungsmasse kon-

Fig. 4.



4a 4b

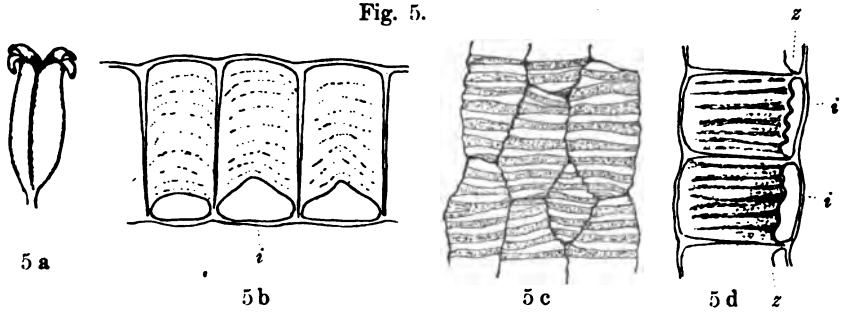
Linaria vulgaris. a Trockene Kapsel. b Stück vom rad. Längschnitt aus einem Zahn. Die Krümmung wird durch die starke Kontraktion senkrecht zu den Schichtungslinien der Pallisadenzellen *h* hervorgerufen.

trahiert sich beim Austrocknen in der Richtung *o*—*u* sehr bedeutend, während die Zellen *e* und die an sie anstoßenden Wände *ww* der Zellen *h* in dieser Richtung nur sehr wenig schwinden. Verfolgt man nun das Streichen der Schichtlinien, indem man sich daran erinnert, dass die Schrumpfung senkrecht zu ihnen durchweg erheblich größer ist als längs derselben, so wird sofort verständlich, warum sich der Schnitt Fig. 4 b und somit auch jeder Zahn von Fig. 4 a beim Austrocknen so krümmen muss, dass die außenliegenden Zellen *h* die Konkavseite einnehmen. Da die Zellen *h*, wie bereits oben gesagt, in Wirklichkeit nicht pallisaden-, sondern tafelförmig, und diese Tafeln an der aufrecht gedachten Kapsel horizontal übereinander gelagert sind, so streichen in den Zähnen die Verdickungsschichten dieser Zellen ebenfalls großenteils horizontal. So kommt es, dass darin nur eine Längskrümmung und nicht zugleich eine Querkrümmung nach außen eintritt.

β) Orientierung durch Streifenzüge. Fig. 5 a stellt die

mit vier Zähnen aufspringende Kapsel einer wilden Nelke (*Dianthus prolifer*) dar. Das Gewebe, auf dem die Auswärtskrümmung dieser Zähne beruht, ist hauptsächlich die Außenepidermis, von der uns Fig. 5 b ein Querschnittsstück darstellt. Wir finden auch hier eine Zellwand, und zwar die äußere, außerordentlich massig verdickt und ebenfalls von Schichtlinien durchsetzt, die uns hier aber nur insofern interessieren, weil ihr Verlauf der normale, d. h. fast überall vorkommende ist und ein Vergleich zwischen Fig. 4 b und 5 b die eigenartige Abweichung der Schichtenbildung in Fig. 4 b von der gewöhnlichen deutlich hervortreten lässt. Für den Schrumpfungsmechanismus von *Dianthus* maßgebend sind die breiten Streifenbänder, die in der Flächenansicht der Außenepidermis (s. Fig. 5 c) quer durch die Zelle laufen und scheinbar isoliert sind, die aber, wie der Radialschnitt Fig. 5 d lehrt, durch andersartige Zwischensubstanz miteinander verbunden sind und mit dieser vereint die dicke Außenwand der Epidermis bilden. Sie setzen jedoch

Fig. 5.



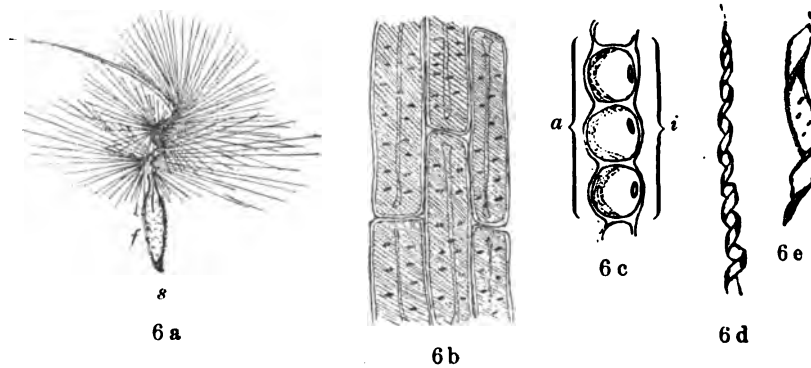
Dianthus prolifer. a reife Kapsel. b Querschnitt der Außenepidermis eines Zahns. c Flächenansicht derselben von außen mit Streifenbändern. d Rad. Längsschnitt mit durchschnittenen Streifen, die an der Grenzzone *z* absetzen.

vor dem Lumen ab (Fig. 5 d) und werden von diesem durch eine gewellte Grenzlamelle *z* getrennt. Diese schmale Lamelle bildet im Verein mit der gegenüberliegenden dünnen Innenwand *i* beim Austrocknen die Widerstandszone gegenüber der äußeren gestreiften Wandmasse, deren Schrumpfung sich, wie oben gesagt, hauptsächlich senkrecht zu den Streifen, d. h. in der Längsrichtung des Zahnes vollzieht und diesem daher die in Fig. 5 a gezeichnete Längskrümmung nach außen aufnötigt.

γ) Orientierung durch Streifen- und Porenlage. — Fig. 6 a führt uns ein trockenes Teilfrüchtchen eines sogen. Zimmergeraniums (*Pelargonium sp.*) vor Augen. Der untere Teil *f* desselben birgt den Samen fest umschlossen. Dieses Samenfach ist oben in eine lange schmale „Granne" verlängert, die, ursprünglich annähernd gerade gestreckt, beim Austrocknen eine schraubige Windung erleidet. Die Innenseite der Granne ist mit vielen seidigen

langen Haaren besetzt, die ihr ursprünglich eng anliegen, die sich aber beim Austrocknen abspreizen und zu einer ungemein zierlichen und regelmäßigen Schraubenfläche ordnen. Indem die Haare in dieser mehrfach gewundenen Fläche dicht nebeneinander stehen, bilden sie einen vorzüglichen Fallschirm. Da ursprünglich stets fünf solcher Früchtchen einer gemeinsamen Mittelachse angelagert sind und da ihre Ablösung von derselben von unten her beginnt, so hängen die gewundenen Grannen zuletzt nur noch durch ihre obersten feinen Endigungen mit der Achse zusammen. Wenn nun ein stärkerer Windstoß unter den Fallschirm eines Früchtchens bläst, so löst es sich völlig los und wird vom Luftzuge entführt. Aus dem Gesagten erkennen wir, welche biologische Bedeutung die schraubige Windung der Granne hat. Sie bewirkt nicht nur das Ablösen des Früchtchens von seiner Mittelsäule, sondern bildet

Fig. 6.



Pelargonium sp. a Reifes trockenes Teilfrüchtchen. b Flächenansicht der Außenepidermis seiner Granne mit Querporen in der äußeren und Schrägstreifen in der inneren Wandpartie. c Querschnitt davon. d Abgezogene Außenepidermis der Granne in toto, durch das Trocknen selbständig gewunden. e Isolierte Epidermiszelle durch Austrocknung gewunden.

auch ein geeignetes Gerüst für den Flugapparat. Sie soll aber vielfach außerdem noch dazu dienen, um das Fruchtfach *f* mit dem eingeschlossenen Samen in die Erde zu bohren. Darüber aber erst später Genaueres. Zunächst wollen wir hören, wie die Schraubenkrümmung zustande kommt.

Fig. 6 b zeigt ein Stückchen Außenepidermis, das von der Granne abgezogen ist, vergrößert von der Fläche; Fig. 6 c einen Querschnitt durch dasselbe. Wie wir sehen, hat diese Epidermis wiederum eine sehr verdickte Außenwand, die einige Schichtlinien aufweist. Sie ist von Poren durchsetzt, deren Mündungen annähernd queroval sind (Fig. 6 b). Die in Fig. 6 b unten oder hinten liegend gedachte Innenwand ist dagegen durch ein System schmaler Schrägstreifen ausgezeichnet, die nach links ansteigen. Es bedarf

nur eines Vergleichs mit dem Schema der Fig. 2 a, um zu erkennen, dass die Struktur der Fig. 6 b beim Wasserverlust zu einer ebensolchen Windung führen muss, wie sie in Fig. 2 c dargestellt ist. In der Tat braucht man die abgezogene Grannenepidermis nur austrocknen zu lassen, um dies zu bestätigen. Sie rollt sich dann ganz allein für sich in zahlreichen Windungen ein (s. Fig. 6 d). Ja selbst die isolierten Einzelzellen unterliegen einer solchen (s. Fig. 6 e und vgl. sie mit Fig. 2 e).

Aber mit diesem Mechanismus hat sich die Natur noch nicht zufrieden gegeben. Auch der von der äußeren Epidermis befreite Grannenrest erfährt beim Austrocknen noch Linkswindungen, die

Fig. 7.

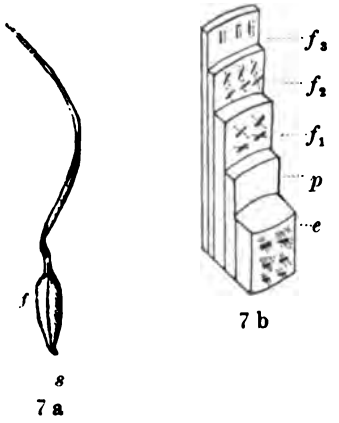


Fig. 8.

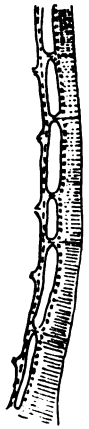


Fig. 7. *Pelargonium sp.* a Von der Außenepidermis befreite Granne, nach dem Austrocknen ebenfalls, wenn auch viel schwächer gewunden als 6 d. b Schema des Aufbaues der Granne. *e* Epidermis, *p* Parenchym, f_1, f_2, f_3 Zonen von Faserzellen mit eingezeichneter Porenlage.

Fig. 8. *Silene otites.* Kapselzahn; Stück eines rad. Längsschnitts durch die Außenepidermis mit Strukturschema nach dem Ergebnis der optischen Untersuchung. Die Querstreifung ist auch anatomisch ausgeprägt.

oft noch erheblich stärker sind, als Fig. 7 a dies von einem solchen „Grannenrest" darstellt. Die Ursache dieser Krümmung soll an Fig. 7 b erläutert werden. Diese Figur ist schematischer Art und soll den Aufbau der Granne aus ihren hintereinander gelegenen Zellschichten veranschaulichen[1]). Die vorderste Lage (*e*) soll die Außenepidermis vorstellen; die dunklen starken Linien auf ihr kennzeichnen die Porenlage auf ihrer vorderen, dem Beschauer zugekehrten Wand, die zarteren schrägen Linien den Streifenverlauf ihrer abgekehrten Innenwand. Entsprechend sind die kurzen Linien der Lagen f_1, f_2 und f_3 zu verstehen. Diese bestehen nun aus

1) Diese sind in der Figur desto mehr gekürzt, je mehr sie vorne liegen.

verdickten Faserzellen und sind durch Parenchym p von der Epidermis geschieden. Innerhalb der Zonen f_1 und f_2 ist die Struktur der Vorder- und der Hinterwand jeder Faser wiederum wie bei der Außenepidermis verschieden; jedoch wird die Lage der Schrumpfungsachsen auf der Hinterwand nicht mehr durch auffällige Streifenlinien, sondern ebenfalls durch die Orientierung der Porenmündungen gekennzeichnet. Die kurzen Striche deuten also in den drei Zonen f_1, f_2 und f_3 die Längsachse dieser Porenmündungen an, wobei sich die zarteren wieder jedesmal auf die hintere Wand jeder Faserzelle, die kräftigeren auf die Vorderwand derselben Zelle beziehen. Wie die Figur zeigt, laufen die Poren in der Lage f_3 auf den Wänden der Fasern gleichmäßig, nämlich steil-längs. Die Faserzonen f_1 und f_2 erinnern nun in ihrer Struktur durchaus an die Schemata Fig. 2 a und b. Jede einzelne ihrer Fasern windet daher, auch für sich isoliert, beim Austrocknen nach Art der Fig. 2 c. Die Zone f_3 bietet offenbar einen verstärkten Widerstand gegenüber den Krümmungen, die durch e, f_1 und f_2 hervorgebracht werden würden. (Man beachte, dass die Außenepidermis für sich allein [Fig. 6 d] weit mehr Windungen erleidet, als das ganze Organ [Fig. 6 a]). Eine Beschränkung der Zahl der Windungen ist vielleicht für die Fallschirmwirkung erwünscht. — Was nun diesen Schirm selbst noch angeht, so möge hervorgehoben werden, dass das Ausspreizen seiner Haare, die ja anfangs der Granne eng angeschmiegt sind, nicht etwa durch die Windung der Granne allein zustande kommt. Vielmehr krümmt und dreht sich jedes einzelne Haar mit seiner Basis selbständig derart, dass alle miteinander eine regelmäßige breit ausladende und schwach ansteigende Schraubenfläche formieren. Auch diese Krümmungen sind auf die Membranstruktur der Haare zurückzuführen. Es würde jedoch zu weit führen, wenn wir auch dies hier noch auseinandersetzen wollten.

δ) Orientierung durch Streifenlage und optisches Verhalten. Im Anschluss an Fig. 5 d ist auf S. 667 die Innenzone der äußeren Epidermiswand in den Zähnen der Kapsel von *Dianthus prolifer* als Widerstandslage gegenüber der Längskontraktion der gestreiften Hauptmasse derselben Zellwandung bezeichnet worden. Hier soll nun nachgeholt werden, wie man in Fällen, wo weder Schichtung, noch Streifung, noch Porenlage über die Lage der Schrumpfungsachsen Fingerzeige geben, sich über diese Aufschluss verschafft. Wir müssen uns allerdings aus Raummangel auf eine kurze Andeutung des Verfahrens beschränken. Die Fig. 8 stellt ein Stück Zahnlängsschnitt aus einer anderen Nelkenkapsel (*Silene otites*) dar. Die gezeichnete Zellreihe gehört wieder der Außenepidermis des Zahnes an. Die queren Strichel in der Außenmembran derselben sollen schematisch die Lage der Streifen veranschaulichen, die hier ebenso auftreten wie bei *Dianthus* (Fig. 5 d).

Die Längsstrichel in den Wandpartien, die das Lumen einfassen, geben dagegen die Richtung der schwächsten Schrumpfung dieser Regionen an, wie sie aus den Färbungen derselben bei der Prüfung im polarisierten Licht (in Übereinstimmung mit direkten Messungen der Schrumpfungsbeträge an entsprechenden voneinander isolierten Wandstücken)[1]) erschlossen worden sind. Diese Übereinstimmung ist übrigens auch in zahlreichen anderen Fällen festgestellt worden und das optische Verhalten der Membranen ist daher als ein zuverlässiges Hilfsmittel unserer Untersuchungen zu betrachten. Auch die Querstruktur der Außenzone unserer Fig. 8 würde sich aus ihren optischen Achsen sofort ergeben haben, wenn die Streifung nicht vorhanden wäre. Trägt man nun entweder nach dem anatomischen oder dem optischen Befund die Lage der Achsen geringster Schrumpfung in eine mikroskopische Zeichnung durch Strichel ein, ebenso wie in unserer Fig. 8, so lässt sich aus einem solchen Schema, wie Fig. 8 lehrt, die Ursache der hygroskopischen Bewegungen gewöhnlich mit einem Blick überschauen.

III. Allgemeine Charakteristik der Kohäsionsmechanismen.

1. Vorgänge bei der Wasserabgabe.

a) Kohäsionszug bei safterfüllten Geweben. Macht man Schnitte durch lebende aber gewelkte Blätter und Blattstiele, Krautstengel und junge Schösslinge von Holzgewächsen, fleischige Wurzeln, Spargelschosse, getrocknete Pflaumen und Feigen u. s. w., so findet man je nach dem Grade des Wasserverlustes die Zellwände derselben mehr oder weniger gefaltet und zerknittert, die Zellräume aber völlig luftfrei. Diese Zerknitterung tritt auch ein, wenn man diese Organe im Vakuum welken lässt[2]). Der Luftdruck kann also die Ursache ihrer Volumverminderung nicht sein; eine andere Kraft, die diese Wirkung ausüben könnte, als der Kohäsionszug des schwindenden Zellsaftes, ist aber bis jetzt nicht bekannt.

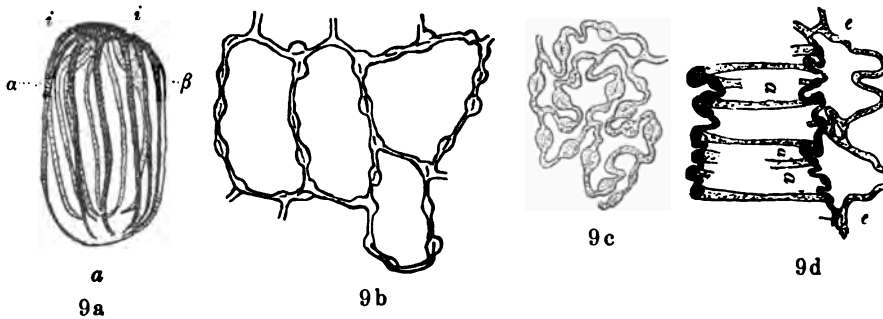
b) Verhalten der zerknitterten Gewebe beim völligen Austrocknen und Absterben. In allen den obengenannten Fällen bleibt die Zerknitterung der Membranen auch nach dem Absterben der Gewebe und dem Vertrocknen ihrer Zellwände bestehen. Man findet sie daher z. B. auch in trockenem Dörrobst,

1) Dieser Schluss wird endlich auch dadurch bestätigt, dass Schnitte durch die äußerste Zellwand von Nelkenkapseln sich nicht selten beim Austrocknen verschieden verhalten, je nachdem sie quer oder längs geführt sind. Die Längsschnitte werden nämlich, entsprechend der Zahnkrümmung, außen konkav; bei den Querschnitten wird dagegen die konkave Seite von der innersten Zone *z* der Wand eingenommen.

2) An künstlichen Zellhüllen, die aus Tierblase hergestellt sind, lassen sich diese Vorgänge leicht nachahmen.

wie Äpfel- und Birnenschnitzen, ebenso wie in Dörrgemüse. Sie kommt offenbar den zartwandigen Zellen, deren Membranen dem Kohäsionszuge des schwindenden Zellsaftes leicht nachgeben können, ziemlich allgemein zu. Sind die Zellhüllen nur teilweise zart und zum andern Teil durch Verdickungsmassen ausgesteift, so werden selbstverständlich hauptsächlich die dünneren Partien der Wandung einwärts gezogen, die stärkeren aber mehr oder weniger mitverbogen. Sollen also in den eigentlichen Kohäsionsmechanismen bei der Wasserabgabe besondere biologisch wichtige Formänderungen eintreten, so braucht die Pflanze zur Erzielung der nötigen Öffnungsspannungen und -krümmungen von Organen oder Organteilen in den dynamischen Zellen nur die Wandsubstanz in geeigneter Weise lokal stärker oder schwächer auszugestalten. Dies geschieht z. B. in den dynamischen Geweben der Antheren von Phanerogamen.

Fig. 9.



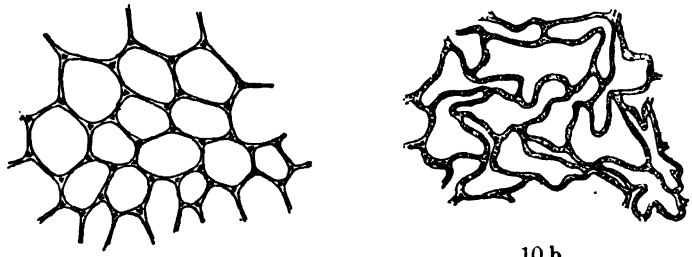
Digitalis purpurea, Anthere. a Schema einer isolierten Griffzelle. b Tangentialschnitt in der Richtung α—β durch wassergesättigte Griffzellen. c Dasselbe Gewebe geschrumpfelt. d Querschnitt (von *i* nach *a*) durch geschrumpfelte Griffzellen.

In Fig. 9 a ist eine einzelne solche Antherenzelle (eine sogen. „Griffzelle") schematisch gezeichnet. Sie ist mit Verdickungsleisten besetzt, die auf der Innenwand *i i* zu einer Scheibe zusammenfließen, an der entgegengesetzten, der Außenwand *a a*, spitz endigen. Fig. 9 b gibt einen in der Richtung *α β* der Fig. 9 a geführten Tangentialschnitt durch mehrere solcher nebeneinander liegender Zellen wieder, während diese Zellen noch mit Flüssigkeit gefüllt sind. Fig. 9 c zeigt einige solcher Zellen, nachdem sie durch den Kohäsionszug zerknittert und endlich völlig ausgetrocknet sind. Die Fig. 9 d endlich stellt einen in der Richtung von *a* nach *i* (der Fig. 9 a) geführten Schnitt durch drei nebeneinander liegender Griffzellen in trockenem Zustande dar. Die anstoßenden ebenfalls verbogenen Zellen *e e* gehören der Außenepidermis des Staubfaches an. (Weiteres über die Bauverhältnisse der Antheren siehe später.)

c) Ursache des Ausbleibens der Zerknitterung im Trockenzustande. Es ist nicht auffällig, dass bei den dickwandigen Zellen der vorher besprochenen Schrumpfungsmechanismen die Kohäsion des Zellsaftes nicht ausreicht, um den Widerstand der festen Wandung gegen die Verbiegung zu überwinden. Aber auch zartwandige Zellen trocknen häufig aus, ohne ihre Form wesentlich zu verändern. Die Ursache dieser Formbeständigkeit ist in manchen Fällen noch unklar. Bei zarten Markgeweben wird die Zerknitterung manchmal ohne Zweifel durch den Widerstand des Holzmantels, der sie umgibt, verhindert. Dies trifft z. B. anscheinend für das Mark der Sonnenrose (*Helianthus annuus*) zu.

Fig. 10 a ist ein Querschnitt durch das natürliche ausgetrocknete Mark derselben. Die Wände seiner Zellen sind, wie man sieht, trotz ihrer Zartheit straff ausgespannt. Mit Hilfe der Luftpumpe lassen sich aber größere Prismen, die aus diesem Mark geschnitten sind, leicht und in kurzer Zeit völlig mit Wasser wieder durch-

Fig. 10.



10 a 10 b

Helianthus annuus (Sonnenrose), Mark. a Im natürlichen Trockenzustande. b Nach neuer Durchtränkung geschrumpfelt (stärker vergrößert).

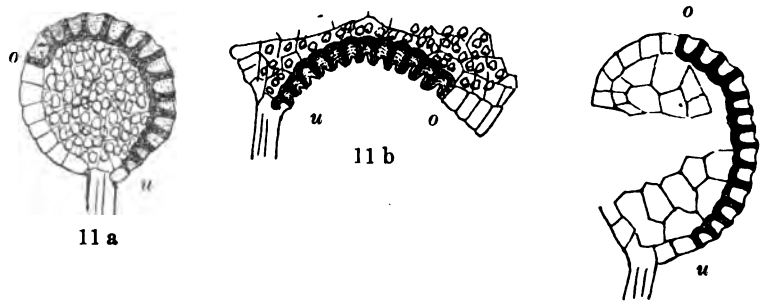
tränken. Werden diese Stücke dann, sei es im Vakuum, sei es in freier Luft, wieder ausgetrocknet, so unterliegen ihre Zellen ebenfalls der Zerknitterung, wie dies an einem Schnitt eines so behandelten Stückes in Fig. 10 b zu erkennen ist.

In verschiedenen anderen Fällen rührt der Mangel intensiver Faltung der trockenen Zellhüllen davon her, dass diese beim Riss der die Zellräume erfüllenden Flüssigkeit, der bei zunehmender Wasserabgabe endlich eintritt, wie gebogene Stahlreifen elastisch zurückspringen. Wir können dies sehr bequem bei Farnsporangien beobachten, an denen die Kohäsionswirkung des schwindenden Zellsaftes daher zuerst entdeckt worden ist.

In Fig. 11 a sehen wir ein solches Sporangium von *Polypodium vulgare* noch geschlossen. In seiner Wandung fällt auf den ersten Blick eine Gruppe von etwa 13 Zellen auf, die einen Halbring (den sogen. Annulus) bilden. Von der Seite gesehen (wie in unserer Figur) erscheinen sie U-förmig verdickt; nur die Außenwand ist

dünn, aber trotzdem zugfest. Wenn die Zellen bei der Reife Wasser aus ihrem Lumen an die Atmosphäre abgeben, so wird die dünne Außenwand einwärts gezogen. Hiermit ist aber notwendigerweise eine Streckung des Ringes verbunden, durch die das zartere Gewebe des Sporangiums zerrissen wird. Bei fortschreitender Wasserabgabe kehrt sich die Krümmung des Annulus um (vgl. Fig. 11 b); diese Rückwärtsbewegung kann sogar soweit gehen, dass die beiden Enden *o* und *u* des Ringes fast bis zur Berührung genähert werden. Selbstverständlich ist dies aber nicht möglich, ohne dass die Seitenwände jeder U-Zelle ebenfalls nahe aneinander rücken und ohne dass der Bogen der Innenwand, der sie verbindet, unter dem Zuge der tief eingestülpten Außenwand stark elastisch gespannt wird. Kann die Flüssigkeit, die die Zellen erfüllt und durch ihre Volumabnahme jene Deformation verursacht hat, diesen Zug nicht mehr aushalten, so reisst sie plötzlich. Die Wände jeder Zelle springen.

Fig. 11.



Farnsporangium von *Polypodium*. a Geschlossen. b Aufgerissen mit geschrumpftem Ring vor dem Abschleudern. c Nach dem Abschwellen der Sporen ausgetrocknet. (Annuluszellen von a und b noch wassergefüllt.)

wie gesagt, wie stählerne Federn elastisch zurück und schleudern dabei die vorher schon bloßgelegten Sporen weit hinaus. Die Form, in die der Ring zurückschnellt, ist ungefähr wieder die ursprüngliche der Fig. 11 a. Durch die nachfolgende Austrocknung seiner Membranen wird er aber dann wieder etwas mehr gestreckt (vgl. Fig. 11 c). — Ein solches Zurückschnellen ist übrigens ein verhältnismäßig seltenes Vorkommnis. Wir kennen es noch von den schraubenförmig verdickten „Schleuderzellen" (Elateren) einiger Lebermoose und von *Selaginella*-Sporangien, die später noch besprochen werden sollen.

2. Vorgänge bei nachträglicher Wasserzufuhr.

Sind Zellen durch Wasserverlust zerknittert und man führt ihnen wieder Wasser zu, so lässt sich sehr häufig beobachten, wie

sich ihre Falten wieder ausglätten und wie sich ihre ursprüngliche Form wieder herstellt. Hierauf beruht z. B. das Aufschwellen der Moospolster nach dem Regen, ja überhaupt die Wasseraufnahme der meisten Laubmoosblätter.

Wir sehen ein Stück eines Moosblattquerschnittes von *Mnium punctatum* unter Weglassung des Protoplasmakörpers in Fig. 12 a in wassergesättigtem Zustande, in Fig. 12 b nach starkem Wasserverlust vor uns. Im wasserarmen Zustande sind die Außenwände stark einwärts gezogen und auch die Seitenwände verbogen. Tritt aber Wasser wieder hinzu, so bedarf es oft keiner Minute, um die Form Fig. 12 a wieder herzustellen, und nunmehr kann der vorher in Ruhe versetzt gewesene Protoplasmakörper seine Ernährungstätigkeit von neuem aufnehmen. Man dürfte geneigt sein, diesen Wasserzutritt auf Osmose zurückzuführen. Diese Auffassung widerlegt sich aber dadurch, dass sich längst abgestorbene und protoplasmafreie Zellen ebenso verhalten wie lebende und dass

Fig. 12.

12 a

12 b

Laubmoos *Mnium punctatum*, Blattquerschnitt a durch das saftefüllte Blatt, b durch das geschrumpfelte Blatt.

dies ferner nicht nur bei geschlossenen, sondern auch bei angeschnittenen Zellen der Fall ist. Auch an eine Luftdruckwirkung ist dabei gedacht worden, jedoch vollzieht sich die pralle Wasserfüllung auch im Vakuum. Die Betriebskraft bei der Saugung ist somit sehr wahrscheinlich die Elastizität der verbogenen Zellwände im Bunde mit der Kohäsion des Wassers.

Betrachten wir zunächst spezieller den Fall, wo die verbogenen Zellen noch mit Flüssigkeit (reinem Wasser, Zellsaft, Protoplasma) ganz erfüllt sind, so können wir uns den Vorgang ihrer Saugung folgendermaßen veranschaulichen. Wir nehmen einen starkwandigen, hohlen, mit einer Öffnung versehenen Gummiball, tauchen ihn mit der Öffnung nach oben unter Wasser und lassen ihn sich ganz damit füllen. (Etwaige zurückgebliebene Luftblasen treiben wir durch wiederholtes Pressen heraus.) Drücken wir ihn dann unter Wasser wieder etwa auf die Hälfte zusammen und entlasten ihn darauf von dem Druck, so nehmen wir wahr, wie er sich im Wasser von

neuem rundet und prall wird. Wir sind kaum im Zweifel darüber, dass die Ursache dieser Rundung seine Elastizität ist. Da aber an der Innenseite seiner elastisch nach außen bewegten in die ursprüngliche Form zurückkehrenden Wandung Wasser haftet und dieses sich von dem Nachbarwasser nicht losreißen kann, so wird in den sich erweiternden Hohlraum des Balles hinein das Außenwasser einfach hinter der Gummiwandung hergezogen, ohne dass ein Druck seitens der äußeren Luft zur prallen Füllung des Balles nötig wäre. Die Entfaltung des zusammengepressten Balles unter Neufüllung mit Wasser würde in der Tat auch im Vakuum stattfinden und nur unterbleiben, wenn seine Elastizität nicht ausreichte. Die Schnelligkeit, mit der seine Entfaltung erfolgt, wird davon abhängen, wie rasch das Wasser nachfolgen kann, also wie weit die Öffnung ist.

Vergleichen wir mit diesem Beispiel nun etwa den Annulus unserer Fig. 11 b, den wir ebenfalls in Wasser getaucht denken, so finden wir nur den einen Unterschied von Bedeutung, dass seine Ringzellen kein Loch haben, wie der Gummiball. Dafür ist aber die ganze Wandung und namentlich die dünne Außenwand wasserdurchlässig. Statt der einen Öffnung des Balles haben wir uns also nur unzählige viel feinere zu denken, um den Vergleich ziemlich vollkommen zu machen. Entsprechendes gilt aber auch für die Moosblätter und alle übrigen pflanzlichen Gewebe, die durch Wasserverlust gefaltet, jedoch noch flüssigkeitsgefüllt sind. Sie werden um so rascher wieder anschwellen, je größer die Elastizität und die Durchlässigkeit ihrer Membranen ist.

Das gleiche kann aber von den zerknitterten Geweben, die völlig trocken sind, ebenfalls gesagt werden. Man muss nur annehmen, dass mit dem Zustande der Austrocknung ein solcher der Starre verbunden ist, der den Membranen ihre Geschmeidigkeit, d. h. den Substanzteilchen derselben die gegenseitige Beweglichkeit geraubt hat und daher auch ihre elastischen Kräfte gebannt hält. (Man denke an die Sprödigkeit und Starrheit von Stücken Schweinsblase, die man nach dem Durchfeuchten getrocknet hat, an die Festigkeit trockenen Leims, Gummis u. s. w., im Gegensatz zu der Geschmeidigkeit wassergesättigter Tierblase und der Beweglichkeit gequollenen Leims und anderer Gallerten.) Die Imbibition erlöst die gefalteten Membranen aus ihrer Starre, sie gestattet ihren Substanzteilchen wieder eine freiere Beweglichkeit und stellt so die ursprüngliche Elastizität der Gewebe wieder her. —

Das zugeführte Wasser dringt aber nicht nur in die Membran, sondern kapillar auch zwischen die Wandfalten ins Zellumen ein und mit Hilfe dieses Wassers kann sich nun der elastische Zug der Membran auf das benetzende Außenwasser fortsetzen und somit wie in dem vorher besprochenen Falle auch ohne Mitarbeit des äußeren Luftdruckes saugend wirken.

3. Terminologie der besprochenen Kohäsionsvorgänge.

Der im vorigen häufig gebrauchte Ausdruck: „Die Gewebe sind durch Wasserverlust (oder durch den Kohäsionszug) verbogen" (gefaltet, zerknittert), ist umständlich und lästig. Ich habe daher (in Anlehnung an den Ausdruck: „schrumpflige" Äpfel) vorgeschlagen, statt dessen den kurzen Ausdruck „schrumpfeln" zu wählen. Gewebe sind hiernach „geschrumpft", wenn ihre Volumverringerung auf dem Wasserverlust und der Kontraktion ihrer Membranen beruht; sie sind „geschrumpfelt" zu nennen, wenn ihre Membranen unter dem Kohäsionszuge des schwindenden Wassers in Falten gelegt sind und dies die Ursache der Gewebsverkürzung ist.

Der Gegensatz vom „Schrumpfen" ist „Quellen". Als Gegensatz zum „Schrumpfeln" habe ich „Schwellen" oder „Entfalten" empfohlen. Zum Unterschiede von der „osmotischen Schwellung" kann man unseren Vorgang genauer als „elastische Schwellung" oder „elastische Entfaltung" charakterisieren. Bis die Frage nach dem wahren Wesen der Quellung geklärt ist, scheint es mir jedenfalls großen Missverständnissen Vorschub zu leisten, wenn man unsere elastische Schwellung auch als Quellung bezeichnen und zwischen Schrumpfen und Schrumpfeln nicht scharf unterscheiden wollte. (Schluss folgt.)

Einige Bemerkungen und Beobachtungen über den Phototropismus der Tiere.

Von Dr. Em. Rádl (in Prag).

Vor drei Jahren habe ich eine größere Abhandlung über den Phototropismus der Tiere veröffentlicht[1]), in welcher ich eine Reihe, wie ich überzeugt bin, wichtiger Tatsachen und einige neue Hypothesen mitgeteilt habe. Ich habe dort auf verschiedenartige kompensierende Bewegungen bei den Insekten, Crustaceen und Mollusken hingewiesen, habe den Nystagmus bei den Insekten beschrieben, habe die Art erwähnt, wie die Raubinsekten ihre Beute bemerken und erhaschen, habe den Flug der Insekten in die Flamme analysiert, und glaube nachgewiesen zu haben, dass alle diese Erscheinungen Erscheinungen des Phototropismus sind und dass der Phototropismus der Tiere wesentlich dieselbe Erscheinung ist wie das Fixieren irgend eines Gegenstandes durch den Menschen und dass die sogen. kompensierenden Kopf- und Augenbewegungen, sowie der Nystagmus, Erscheinungen, welche bei den Wirbeltieren allgemein auf die Funktion der Bogengänge des inneren Ohres zurückgeführt werden, bei Insekten rein optisch verursacht sind, und habe daraus gefolgert, dass man auch bei den Wirbeltieren streng unter den

1) Unters. über d. Phototropismus der Tiere. Leipzig, W. Engelmann, 1903.

optischen und statischen Bedingungen unterscheiden muss, welche beide einen Anteil an der Hervorbringung jener Reflexe haben können.

Es ist wohl, namentlich aus den Untersuchungen von J. S. Breuer bekannt, dass die kompensierenden Kopf- und Augenbewegungen bei den Wirbeltieren auch dann bestehen bleiben, wenn der Bogengangapparat zerstört wurde, allein man ging über diese Tatsache stillschweigend über, und schrieb auch fernerhin jene Reflexe ausschließlich den Bogengängen resp. dem statischen Sinne zu. Ich freute mich nun, dass ich durch den Nachweis, dass die kompensierenden Bewegungen, der Nystagmus, die Manège-Bewegungen, die Herabsetzung der Muskelspannung, überhaupt alle die Reflexe, welche auf die Labyrinthfunktion der Wirbeltiere zurückgeführt werden, auch bei den Insekten vorkommen, welche nicht nur keinen Bogengangapparat, sondern auch keine Statocysten besitzen[1]) und keine Reaktionen zeigen, welche auf das Vorhandensein eines anderen, noch unbekannten, auf den Zug der Schwerkraft reagierenden Sinnesorgans hinweisen würden, dass ich also durch den obigen Nachweis den Untersuchungen über die reflektorischen Augenbewegungen eine neue Richtung gegeben habe. Ich freute mich jedoch umsonst; keine meiner Beobachtungen wurde widerlegt, ich glaube, dass keine auch nicht angezweifelt, auf eine Lücke in meiner Beweisführung wurde ich ebenfalls nicht aufmerksam gemacht, und trotzdem ist die von mir erhoffte Wirkung total ausgeblieben[2]). Offenbar werden daran Mängel meiner Arbeiten eine große Schuld haben; ich glaube jedoch, dass nebstdem auch die Tatsache gewirkt hat, auf die man immer und immer von neuem stößt, dass man nämlich die Untersuchungen an Wirbellosen in der Physiologie der Wirbeltiere missachtet. Trotz der so vielfachen Bemühungen, eine „allgemeine Physiologie" zu begründen, bleibt man immer auf demselben Fleck, dass man nämlich unter „allgemein" nur die von den Wirbeltieren abstrahierten, und auf die Wirbellosen verallgemeinerten Begriffe versteht und nicht einsehen will, dass auch die an niederen Tieren gemachten Beobachtungen auf den Aufbau an Theorien einen ebenso selbständigen Einfluss haben können wie die Tatsachen über Wirbeltiere.

Besser gesagt: man lässt diese Bedeutung der Wirbellosen-

1) Neuerdings sind die Statocysten von H. Stauffacher bei Phylloxeres (Zeitschr. f. wiss. Zool. 82, S. 372—378) beschrieben worden; da es nicht das erstemal ist, dass man als Statocysten bei den Insekten Organe beschrieb, die später anders gedeutet werden mussten, wird man sich auch diesmal nicht auf bloße anatomische Beschreibung verlassen dürfen.

2) Dass man meine Theorie über die Ursache des Phototropismus nicht angenommen hat, wundere ich mich nicht; ich habe mich selbst von den Schwierigkeiten überzeugt, die ihrem direkten Beweis im Wege stehen; doch hoffe ich trotz alledem, dass es mir gelingen wird, dieselbe, wenn auch nicht in der nächsten Zeit, als richtig nachzuweisen.

physiologie theoretisch zu, allein praktisch bleibt es beim Alten. Die Untersuchungen über die Tropismen der Tiere bieten ein gutes Beispiel dafür. Es war wohl begreiflich, dass man anfänglich dieses Gebiet als ein selbständiges betrachtet hat und dass man solche Unterschiede wie Tropismus, Taxis, Heliotropismus, Selenotropismus u. s. w. gemacht hat, die weitere Analyse musste jedoch die Minderwertigkeit dieser Unterschiede zeigen. Bisher ist man jedoch kaum mehr fortgeschritten, als dass man nicht mehr Seleno- und Heliotropismus unterscheidet; der Unterschied zwischen Tropismus und Taxis wird jedoch immer noch hartnäckig aufrecht erhalten.

Doch dies wäre eine Sache von geringerer Bedeutung. Wichtiger ist, glaube ich, dass man immer noch unter den Tropismen eine geheimnisvolle schlechthin unverständliche Erscheinung sieht, welche insbesondere den niederen Wesen eigentümlich ist und an keine spezifischen Sinnesorgane gebunden ist. So sieht man z. B. in den Erscheinungen des Rheotropismus eine spezifische Reizbarkeit der Tiere, obwohl niemand gegen meine Bemerkung etwas eingewendet hatte und wahrscheinlich auch kaum etwas einzuwenden hatte, dass sich der Rheotropismus der Mücken, der Ephemeriden, durch nichts anderes von einem papiernen in der Luft schwebenden Drachen unterscheidet, als dass die Insekten durch ihre eigene Muskelkraft gegen den Luftstrom streben, während der Drache von einem Knaben gehalten wird. Die Behauptung, dass der Flug eines Vogels, die Steuerung desselben durch dessen Schwanz ebenfalls Rheotropismus ist, diese Behauptung scheint den Physiologen absurd zu sein, und wie ich glaube, einzig und allein aus dem Grunde, dass man unter Rheotropismus gerne etwas Mysteriöses verstehen würde, während der gesteuerte Flug eines Vogels etwas wenigstens scheinbar ganz Durchsichtiges bietet.

Ich will nicht behaupten, dass der Begriff „Rheotropismus" überhaupt falsch sei und dass man keinen Grund hat, von Rheotropismus zu reden, allein das Mysteriöse, das angeblich Gegensätzliche gegen die Reaktionen höherer Tiere, dies ist falsch. Es gibt auch bisher unerklärte Elemente des Rheotropismus, allein, alles was an demselben unverständlich ist, ist auch an dem Flug eines Vogels unverständlich. Es ist physiologisch notwendig, dass eine Eintagsfliege mit ihren langen zusammengeschlagenen, nach vorne gestreckten Vorderfüßen und den langen Cirrhen am Hinterkörper sich bei dem Flug so stellen muss, dass sie den Kopf gegen den Wind kehrt, unverständlich bleibt dabei nur die erwähnte Körperbeschaffenheit, dass diese Ephemeride nämlich auf das Balancieren in der Luft so schön angepasst ist — doch, diese Anpassung findet sich eben auch bei dem Vogel (langer Hals, Schwanz u. s. w.) und unverständlich ist ferner, dass die Ephemeride diese ihre Anpassung wirklich ausnützt, dass sie tatsächlich gegen den Luftstrom

fliegt, allein auch der Vogel tut dies, nur ist sein Flug viel differenzierter: er kann, aber muss nicht gegen den Luftstrom fliegen. Der Rheotropismus einer Ephemeride ist nur viel stereotyper als der eines Vogels: der Vogel gebietet über eine größere Reihe der Mittel, durch welche er ihn variieren kann.

Der Fall mit dem Phototropismus der Tiere, d. h. mit ihrer Orientierung im Licht ist ganz analog. Auch hier bemüht man sich beständig, darunter etwas Mysteriöses, eine neue Kraft des lebenden Organismus zu entdecken; man weist immer und immer von neuem darauf hin, dass der Phototropismus auch bei augenlosen Formen vorkommt, dass Spuren desselben auch nach der Exstirpation der Augen bestehen bleiben, um dadurch nahezulegen, dass die Augen nichts mit demselben zu tun haben, obwohl ein solcher Beweis dem ähnlich wäre, wenn man aus der Tatsache, dass augenlose Formen lichtempfindlich sind, folgen würde, dass das Auge kein Sehorgan sei.

Der Phototropismus der Tiere ist das, was wir beim Menschen Sehen, Fixieren nennen, nur ist wieder der Phototropismus bei niederen Tieren stereotyper, allein es lassen sich alle Übergänge von den niedersten Stufen desselben, bis zu dem Sehen der Wirbeltiere auffinden. Was bedeutet, dass ich einen Punkt sehe? Es bedeutet u. a., dass ich angeben kann, wo im Raume er sich befindet, und dieses Angebenkönnen bedeutet, dass ich auf denselben hinweisen, hingehen kann, überhaupt, dass ich meine Muskelbewegungen in räumlicher Beziehung zu jenem Punkt koordinieren kann. Doch auch ein augenloser Wurm oder eine Fliegenmade tut bei einer phototropischen Orientierung und Bewegung nichts anderes, als dass sie ihre Bewegungen in räumliche Beziehung zum leuchtenden Punkt setzen, auch diese Tiere geben durch ihre Bewegungen an, wo sich die Lichtquelle befindet, d. h. wir können nach ihren Reaktionen die Lage der Lichtquelle ebenso erraten, wie daraus, wenn uns dieselbe ein Mensch mit seiner Hand zeigt. Der Unterschied liegt wieder darin, dass der „Phototropismus" des Menschen viel komplizierter ist als der des Wurmes.

Die niederen Tiere, welche noch keine Augen besitzen, reagieren phototropisch so, dass sie sich mit ihrem ganzen Körper in die Richtung des Lichtstrahles einstellen und, wenn ich mich so ausdrücken kann, sich ganz der Wirkung des Lichtes hingeben; sie müssen sich in der Richtung des Lichtstrahls bewegen, ebenso wie sie alle anderen Reflexe mit der gesamten Masse ihres Körpers ausüben müssen. Das ist das eine, das elementarste Ende der Entwickelungsreihe des Phototropismus; am anderen, an dem höchsten Ende steht der Mensch. Nicht sein ganzer Körper, sondern nur sein Auge reagiert phototropisch, d. h. es stellt sich in die Richtung des Lichtstrahls. Auch hier ist die Einstellung ein Reflex: ein nichts ahnender Mensch, dessen Aufmerksamkeit

nicht anders gefesselt ist, wird in einem dunklen Raume unwillkürlich, reflektorisch die Augen nach einem plötzlich auftauchenden hellen Punkte kehren. Doch wird dieser elementare Reflex durch viele andere Umstände verdeckt; erstens kann der Mensch den Reflex unterdrücken, indem er seine Aufmerksamkeit anderswohin richtet; zweitens muss der sichtbare Punkt nicht der hellste Punkt der Umgebung sein, es genügt uns, wenn er sichtbar ist; drittens steht der elementare Reflex, die Augenwendung nach dem leuchtenden Punkt, mit vielen und verschiedenen anderen Reflexen im Zusammenhang: der Mensch muss nicht die Augen, er kann den Kopf oder den gesamten Körper nach der Lichtquelle wenden, er muss sich nicht der Lichtquelle nähern oder sich von der Lichtquelle entfernen und dadurch die Richtung des Lichtstrahl angeben, sondern er kann diese Richtung mit der Hand, mit dem Kopf, mit dem Fuß u. a. angeben, d. h. er kann verschiedene Muskelgruppen in bezug auf den gesehenen Lichtstrahl koordinieren, während z. B. eine Fliegenmade nichts anderes kann, als die Muskelbewegungen so koordinieren, dass sie von der Lichtquelle wegflieht.

Zwischen dem Phototropismus der niederen Tiere und dem Sehen des Menschen gibt es alle Übergänge, die man nur wünschen kann. Ich will nur die wichtigsten Stufen der Entwickelung des Phototropismus hervorheben.

Unser *Cyclops* ist ein positiv-phototropischer Organismus, der bereits Augen besitzt, welche jedoch noch unbeweglich mit dem Körper verwachsen sind; in diesem Falle ist also bereits das Sinnesorgan von den Bewegungsorganen differenziert, allein das Tier ist doch genötigt, mit dem Gesamtkörper auf den Lichtstrahl zu reagieren, sich in dessen Richtung zu stellen und in derselben sich zu bewegen. Es gibt viele andere Tiere, die in einer ähnlichen elementaren Weise auf den Lichtstrahl reagieren. Ich habe diese einfache Art des positiven Phototropismus neuerdings bei der Rotatorengattung *Asplanchna* beobachtet, welches ich deshalb bemerke, weil bisher meines Wissens bei den Rotatoren der Phototropismus nicht konstatiert wurde. Ich habe das durchsichtige Tier unter dem Mikroskop beobachtet und dabei den Mikroskoptisch langsam gedreht, worauf das Tier durch eine Bewegung im entgegengesetzten Sinne reagiert hat. Auf diese Weise gelingt es, den Phototropismus auch dort zu konstatieren, wo die gewöhnliche Methode, das Tier einseitig zu beleuchten, keine Resultate gibt; denn während der Drehung des Tisches wird das Tier von der Lichtquelle entfernt und ich habe seinerzeit bemerkt[1]), dass die phototropische Reaktion verstärkt wird, wenn man die Lichtquelle von den Organismen allmählich entfernt.

1) Unters. üb. d. Phototr. d. Tiere S. 94.

Doch bereits bei einer dem *Cyclops* verwandten Gattung, bei *Diaptomus*, steht der Phototropismus auf einer höheren Stufe, indem bei diesem Copepoden die Augen etwas beweglich sind. Fixiert man das Tier zwischen einem Objekt- und einem Deckglas unter dem Mikroskop und dreht man dann langsam den Objekttisch, bemerkt man an den Augen des *Diaptomus* schwache kompensierende Bewegungen[1]). Diese Augenbewegungen entstehen dadurch, dass das Tier mit den Augen den Lichtstrahl (des einfallenden Lichtes) fixiert, sein Auge ist phototropisch; da dasselbe im Körper drehbar befestigt ist, kann es die Orientierung zum Lichtstrahl behalten, auch wenn der Körper eine andere Stellung einnimmt. Hier ist also bereits der Phototropismus insoweit differenziert, dass das Auge für sich selbständig reagieren kann, und dass der Körper sich in die Richtung des Lichstrahls stellen kann, nicht aber muss.

Wieder gibt es verschiedene Organismen, die in dieser ziemlich noch elementaren Art auf den Lichtstrahl reagieren. Ich habe neuerdings diese Art von Phototropismen bei den Hydrachniden, welche schwach bewegliche Augen besitzen, beobachtet: auch hier kann man am drehbaren Objekttisch unter dem Mikroskop schwache kompensierende Augenbewegungen konstatieren.

Nur quantitativ höher stehen die Reaktionen der Cladoceren, deren Augen sehr beweglich und in einem ziemlich großen Winkel drehbar sind; ich habe über dieselben in meinen oben angeführten Mitteilungen berichtet.

Auf einer noch höheren Stufe steht der Phototropismus vieler Insekten, indem da nicht nur ein leuchtender Punkt im dunklen Raume anziehend wirkt, sondern auch dunkle Punkte im hellen Raume. Die bisherigen Versuche über den Phototropismus der Tiere haben zu der einseitigen Vorstellung über dessen Wesen geführt, dass derselbe nur dann stattfindet, wenn in einem sonst dunklen Raume eine Lichtquelle sich befindet, welche die Richtung der Orientierung des reagierenden Organismus bestimmt. Wenn einige Autoren den Phototropismus im hellen Raume, im Zimmer studierten, so hielten sie praktisch doch die weißen Wände u. s. w. für tatsächlich nicht leuchtend und beachteten nur das starke vom Fenster kommende Licht. Doch ist die Annahme, dass nur unter diesen Bedingungen der Phototropismus stattfindet, wie bemerkt, nicht richtig, denn alle sichtbaren Gegenstände der Umgebung des Tieres senden Lichtstrahlen aus, und sie alle können, sofern sie für das Tier sichtbar sind, unter bestimmten Bedingungen das Tier phototropisch reizen. Nur in einem Raume, dessen Punkte gleich intensiv beleuchtet würden, wäre jede phototropische Orientierung ausgeschlossen, im Freien jedoch, wo die Blumen, Bäume.

1) Ich habe diese Beobachtung in dieser Zeitschr. 21, 1901, S. 75—86 beschrieben.

Wälder, Berge u. a. Strahlen verschiedener Intensität aussenden, da ist der Phototropismus immer möglich.

Dies würde übrigens, glaube ich, ein jeder ohne Widerspruch zugeben. Was aber nicht beachtet wird und doch wichtig ist, das ist die Tatsache, dass es nicht immer die intensivsten Lichtstrahlen sein müssen, welche den Organismus phototropisch orientieren. Vielleicht ist dies bereits bei niederen Wesen der Fall, ganz bestimmt aber bei den Insekten und höheren Organismen. Wenn man z. B. eine *Laphria* (Raubfliege) im Zimmer beobachtet, so stellt sie sich mit dem Kopf gegen das Fenster; dreht man nun das Tier samt seiner Unterlage um die Vertikalachse, so sucht es mit dem Kopf die phototropische Orientierung einzuhalten und die Folge davon ist eine kompensierende Kopfbewegung, dieselbe kann jedoch nur bis zu einem gewissen Grade stattfinden, nur so lange es die Halsmuskeln erlauben, dreht man weiter, so springt der Kopf der Fliege in die normale Lage gegen den Körper und die Fliege sieht jetzt nicht gegen das Fenster hin, sondern seitlich gegen eine Zimmerwand. Bei weiterer Drehung bleibt jedoch ihr Kopf wieder zurück, zum Beweis, dass auch die Zimmerwand die Fliege anziehen kann. Nach welcher Ecke des Zimmers die Fliege auch gekehrt ist, immer ruft man durch langsame Drehung Kompensationsbewegungen hervor, die Fliege kann also gegen jeden Winkel des Zimmers phototropisch orientiert sein, obwohl als die hellste Lichtquelle nur das Fenster dasteht.

Wie es der Organismus zustande bringt, dass er trotz Anwesenheit hellerer Punkte durch andere, mehr dunkle angezogen wird, das kann ich nicht nach allen Seiten erklären, widersinnig ist es jedoch nicht, es steht dies eben mit der höheren Differenzierung des Sehorgans im Zusammenhang, denn immer besteht diese Differenzierung einer Funktion darin, dass dieselbe stereotyp zu sein aufhört, dass nicht mehr einfache physikalische Quantität des Reizmittels entscheidet, sondern auch spezifische Dispositionen des Organismus. Ich glaube, dass man theoretisch gegen meine Schlussfolgerungen wird wenig einwenden können; das einzige, das man einwenden wird, wird das sein, dass ich den Begriff des Phototropismus ungebührlich erweitere. Doch warum ungebührlich? Welcher Grund spricht dafür, dass man unter Phototropismus nur die Orientierung gegen den intensivsten Strahl der Umgebung verstehen soll? Ich kenne weder einen logischen Grund einer solchen Behauptung, und was die Tatsachen betrifft, so gibt es keinen Unterschied zwischen dem Phototropismus einer gegen das Fenster und einer gegen die Zimmerwand gerichteten Fliege.

Nach den bisherigen Theorien ist die erwähnte Tatsache, dass eine Fliege, um welche sich die Umgebung dreht, derselben mit ihren Augen folgt, unverständlich. Zwar sind ganz analoge Erscheinungen auch von dem Menschen bekannt, sie werden jedoch

wenig beachtet. Wenn sich vor unseren Augen eine größere Fläche bewegt, so folgen wir ihr unwillkürlich mit den Augen und bewegt sich der ganze uns sichtbare Raum in derselben Richtung, so müssen wir ihm mit den Augen folgen[1]). Woher kommt dieser Zwang, der zu ähnlichen Schwindelerscheinungen führt, wie wenn unser Körper in einem festen Raume gedreht wird? An eine Reizung des statischen Organs ist nicht zu denken, denn der Körper steht unbeweglich fest. Die Erscheinung ist offenbar optischen Ursprungs; gewöhnlich wird die Sache dadurch abgefertigt, dass wir ein Streben haben, irgend einen Punkt im Raume zu fixieren. Diese Erklärung ist zwar nicht unrichtig, allein es kommt viel darauf an, was wir unter „Streben" verstehen.

Ich habe oben bemerkt, dass eine Raubfliege und andere Insekten den feststehenden Raum mit ihren Augen fixiert, wenn sie mit ihrer Unterlage langsam gedreht wird. Dieselbe Erscheinung kann man auch umgekehrt ausführen. Ich habe neuerdings den Versuch an verschiedenen Insekten und auch an Wirbeltieren wiederholt und bestätigt gefunden.

Ein hohler Zylinder, etwa 3 dm breit, an beiden Enden offen, konnte um seine vertikalstehende Längsachse mit einer Geschwindigkeit von etwa einmal in 3—5 Sek. gedreht werden. Die inneren Wände des Zylinders habe ich mit schwarzen und weißen Papierstreifen beklebt. In der Mitte des Zylinders stand an einem hohen Fuß ein kleines rundes Glasgefäß, welches also unbeweglich war, wenn sich der Zylinder drehte. In dieses Glasgefäß legte ich nun zuerst verschiedene Käfer, z. B. eine *Coccinella*; dieselbe sah also vor sich die schwarzen und weißen Papierstreifen, welche gedreht werden konnten, während ich dieselbe von oben beobachten konnte. Sobald als sich der Zylinder zu drehen anfing, begann auch die *Coccinella*, wenn sie sich überhaupt bewegte, eine krumme Bahn zu beschreiben, welche nach derselben Richtung lief, nach welcher der Zylinder gedreht wurde.

Auch diese Reaktion ist offenbar ein Phototropismus; während jedoch in gewöhnlichen Fällen das Tier dem intensivsten feststehenden Lichtstrahl folgt, folgt hier der Käfer einem sich bewegenden Raumabschnitt. In den Worten der usuellen Psychologie würde man sagen: der Lichtstrahl zieht die Aufmerksamkeit des Käfers an sich: in unserem Falle wird die Aufmerksamkeit durch das sich drehende Objekt angezogen, denn es ist bekannt, dass bewegte Gegenstände sehr auf das Gesicht der Tiere wirken. Es ist nichts gegen diese Worte einzuwenden, als die eine Tatsache, dass der Käfer (wenn er sich bewegt) seiner sich drehenden Umgebung folgen muss, dass die ganze Reaktion ein Reflex ist.

1) Ich habe über diese Erscheinung und über die betreffende Literatur in meiner Abhandlung „Über einige Analogien zwischen der statischen und optischen Orientierung" (Arch. f. [An u.] Phys. 1906) berichtet.

Allein nicht nur die Insekten reagieren in dieser Weise. Als ich in das oben erwähnte Gefäß Wasser mit verschiedenen kleinen Fischen gab, und den Zylinder drehte, schwammen sie ebenso konstant in der Richtung des Stromes[1]). In einer Hinsicht steht jedoch diese Reaktion der Fische über der von *Coccinella*; sie reagieren auch dann, wenn sie früher ruhig waren, während der Käfer nur dann sich zu drehen anfängt, wenn er sich früher bereits bewegte; auf den ruhigen Käfer scheint die Drehung der Umgebung keinen Einfluss auszuüben, die Fische dagegen kann man durch Drehung ihrer Umgebung zum Schwimmen bewegen. Wenn man vor einem ruhig im Wasser schwebenden Goldfisch den Zylinder langsam dreht, folgt ihm der Fisch zuerst mit seinem Vorderkörper nach um dann durch eine ruckweise Bewegung in die ursprünglich normale Stellung wieder zurückzukehren. Die Reaktion kann am besten an der Schwanzflosse des Fisches beobachtet werden, welche gleich seitlich zu schlagen anfängt, wenn sich der Zylinder zu drehen beginnt. Es resultieren eigentümlich pendelnde Bewegungen des Fisches, welche man mit dem Nystagmus der höheren Tiere vergleichen kann: ebenso wie bei einer nystagmischen Bewegung der Augen dieselben zuerst kontinuierlich dem bewegten Objekte folgen und dann ruckweise zurückspringen, folgt hier der Fisch mit seinem Körper dem sich drehenden Zylinder und springt dann ruckweise zurück. Diese nystagmischen Bewegungen dauern jedoch nicht lange; bald fängt der Fisch an, zuerst zögernd, dann mit voller Kraft im Gefäß herumzuschwimmen, dieselbe Richtung einhaltend, in welcher sich der Zylinder dreht.

Welcher Grund nötigt uns, diese Reaktion der Fische von dem Phototropismus zu unterscheiden? Kein einziger Grund liegt dafür vor, im Gegenteil, alle Einzelheiten sprechen dafür, dass wir es hier mit einem Fall des Phototropismus zu tun haben. Wenn man unter Phototropismus „ein Streben zum Licht" versteht, so ist auch diese Reaktion der Fische ein Streben zum Licht, wohl nicht zum Licht überhaupt, sondern zu einem gegebenen Raumgebiet. Es ist dies ein Streben, jedoch ein blindes, reflexartiges. Der Fisch kann nichts anderes als in diesen Fällen zum Licht zu streben.

Ein anderer Versuch wird zeigen, was das bedeutet, dass das Tier zum fixierten Gegenstand streben muss. Ich habe den mit Fischen ausgeführten Versuch auch am Frosch wiederholt. Der Frosch (*Rana temporaria*) ist besonders zu solchen Versuchen geeignet, da er relativ sehr ruhig ist und die Wirkung der Drehung nicht durch willkürliche Bewegungen kompliziert. Nachdem sich der Frosch im Gefäß beruhigt hat, habe ich den Zylinder in langsame Drehung gebracht; sogleich fing der Kopf des Frosches an,

1) Diese Tatsache wurde zuerst von W. E. Garrey beobachtet: A Sight Reflex shown by Stickelbacks. Biol. Bull. 8, 1905, S. 79—84.

sich in derselben Richtung zu drehen; nachdem er sich etwas geneigt hat, blieb er entweder in dieser neuen Lage oder kehrte ruckweise zurück, um sich dann wieder nach der Richtung der Drehung zu neigen. Lange hielt es gewöhnlich der Frosch nicht aus; bald fing er an, seine Lage unbequem zu finden, und sprang in der Drehrichtung nach vorne. Ich habe nicht beobachten können, dass der Frosch nach dem Aufhalten des Zylinders irgendwelche Erscheinungen des Schwindels hätte. Ich habe nun den Versuch umgekehrt. Bekanntlich bekommt der Frosch, wie alle anderen Wirbeltiere, wenn er mehrfach um seine Achse gedreht wird, heftige Schwindelanfälle, welche auf die Funktion der Bogengänge zurückgeführt werden. Ich habe nun den Frosch, der in einem Glasgefäß ruhig saß, langsam gedreht; ich konnte ihn so langsam drehen, wie nur möglich, immer kompensierte er die Drehung mit dem Kopf, d. h. der Kopf drehte sich langsam in umgekehrter Richtung. Diese Kompensationsbewegungen lassen sich nicht durch die Funktion der Bogengänge erklären. Denn sollen diese wirken, so muss die Drehung mit einer solchen Geschwindigkeit geschehen, dass eine Strömung der Lymphe in den Bogengängen entsteht. Dies war jedoch bei meinen Versuchen ausgeschlossen. Um dem Einwand zu begegnen, dass sich mit der Hand keine gleichmäßige Drehung ausführen lässt, dass man unwillkürlich Zuckungen macht, welche doch das Labyrinth reizen könnten, habe ich einige Versuche mit Fröschen an einem Klinostaten, den mir Herr Prof. B. Němec aus dem botanisch-physiologischen Institut gefälligst zur Verfügung stellte, ausgeführt. Der Klinostat drehte sich um seine vertikale Achse einmal in 10 oder 20 Minuten ohne ruckweise von einer Lage zur anderen zu überspringen. Ich habe an das Tischchen, welches sich an der Achse des Klinostaten dreht, das Glasgefäß mit Frosch angelegt und habe den ganzen Apparat am Tisch im hellen Zimmer sich mit einer Geschwindigkeit von einmal in 20 Minuten (= 18 Bogenminuten in einer Sekunde) sich drehen lassen und beobachtete gleichzeitig den Frosch von oben. Auch bei dieser äußerst langsamen Drehung blieb der Kopf des Frosches zurück, kehrte dann ruckweise in die Normalstellung zurück, drehte sich wieder langsam der Drehungsrichtung des Klinostaten entgegen u. s. w. Oft war der Versuch durch die Bewegungen des Frosches unterdrückt; sobald er sich zu bewegen anfing, hörten die Kopfbewegungen auf, fingen jedoch wieder an, sobald der Frosch ruhig wurde.

Bei diesen Versuchen war es gleichgültig, ob der Frosch gegen das Fenster oder in einer anderen Richtung orientiert war. Zwar hat sich der Frosch anfänglich mit dem Kopf gegen das Fenster gestellt und diese Orientierung wurde auch fernerhin von ihm besonders bevorzugt, allein er ließ sich auch andere Stellungen geben

und reagierte in jeder derselben gleich gut. Die Reaktion blieb auch nicht aus, als ich die grauen Vorhänge an den Fenstern herabgelassen habe. Ich habe ferner den Frosch mit dem Klinostaten in die Dunkelkammer gestellt und mit einer Kerzenflamme von der Entfernung von $1^1/_2$ m beobachtet; auch jetzt waren noch die Kompensationsbewegungen vorhanden, obwohl in nur schwachem Grade und obwohl der Frosch durch wiederholte Bewegungen den Versuch gestört hat.

Ich habe kein anderes Tier gefunden, welches so gut wie der Frosch diese Reaktionen zeigen würde, denn alle beobachteten Tiere waren zu beweglich und hielten nicht während einer gewissen Dauer die ihnen einmal gegebene Stellung ein.

Achten wir nun darauf, was diese Reaktionen des Frosches für die Theorie des Phototropismus bedeuten. Der Frosch fixiert den gesehenen Raum so fest, dass er ihn auch dann in den Augen behält, wenn er gegen denselben verschoben wird; er legt einer Verschiebung der Bilder in seiner Netzhaut Widerstand, nicht nur einer raschen Verschiebung, sondern auch einer so langsamen, welche nur 18 Bogenminuten in einer Sekunde beträgt; würde man diese Verschiebung des Bildchens im Auge des betreffenden Frosches direkt untersuchen können, so wäre dieselbe so langsam, dass man sie direkt nicht sehen könnte. Und diese langsame Bewegung genügt, um den Kopf des Frosches nach sich zu ziehen! Man sieht daraus, wie fest das Auge mit dem gesehenen Raume verbunden ist, man sieht, was das heisst, dass der Frosch dem sich bewegenden Raume mit den Augen folgen muss.

Ich glaube, dass sich ganz analog wie in unseren Versuchen der Frosch, auch der Mensch selbst verhalten würde, wenn er nur genug Ruhe hätte, um einige Minuten ruhig sitzen bleiben zu können, wobei auch die Augen ruhig bleiben müssten, d. h. ohne innere Anstrengung sich dem Einflusse der Umgebung hingeben würden; ich glaube, dass sie in diesem Falle auch der sich drehenden Umgebung folgen würden, auch wenn die Verschiebung derselben noch so langsam sein würde; ein Mensch wird aber kaum die Augen so lange in Ruhe (ohne seinen Willen darauf anzuwenden) behalten.

Es bleibt uns nun noch übrig, von dieser Art des Phototropismus zu dem Sehen isolierter Punkte überzugehen. Ich glaube, dass auch das Sehen im gewöhnlichen Sinne des Wortes, also das Bemerken der Buchstaben, der Sterne am Himmel nur wesentlich mit dem Phototropismus der Tiere übereinstimmt. Um mich bestimmter auszusprechen: das Lesen eines Buches ist selbsverständlich ein viel komplizierterer Akt als der Phototropismus eines Wurmes, insbesondere auch dadurch, dass dabei vielerlei geschieht, was direkt wenig oder nichts mit dem Phototropismus zu tun hat:

beim Lesen unterscheiden wir die Buchstaben, erkennen in denselben etwas früher Gesehenes, wir sehen ihre Farbe und ihre Größe, es werden Begriffe, Gedanken und Gebilde in uns erweckt; nebst alledem aber fixieren wir die Buchstaben, wir müssen eine Kraft anwenden, um das Auge von einem Buchstaben zum anderen überzuführen, während es uns keine Mühe kostet, denselben Buchstaben im Auge zu behalten, auch wenn das Buch vor den Augen langsam verschoben wird, und dieses nenne ich Phototropismus.

Zwischen der Fixierung des ganzen das Auge umgebenden Raumes und der Fixierung einzelner Punkte in demselben besteht der Unterschied, dass wir unsere ganze Umgebung im Auge behalten müssen, wir müssen ihr auch mit den Augen folgen, wenn sie sich langsam bewegt, während wir einzelne Punkte im Raume fixieren können. Gibt es mehrere sichtbare Punkte im Raume, so können wir unsere Aufmerksamkeit dem einen oder dem anderen zuwenden; richten wir jedoch unser Augenmerk auf einen Punkt, so folgen wir seinen (nicht zu raschen) Verschiebungen mit unseren Augen ebenso unwillkürlich, wie wenn wir das gesamte Gesichtsfeld betrachten. Wenn wir z. B. einen langsam fliegenden Vogel hoch über uns betrachten, fällt uns nicht im mindesten ein, dass wir unsere Augen verschieben müssen, um den Vogel nicht aus dem Gesicht zu verlieren; bemerken wir jedoch über dem einen Vogel einen anderen, so ist dazu eine sichtbare Kraft nötig, um das Auge von dem einen Vogel zu dem anderen zu überführen. Das Auge ist an den durch dasselbe betrachteten Vogel ebenso phototropisch gebunden, wie die Fliegenmade an dem von Fenster kommenden Lichtstrahl, nur hat unser Auge die Kraft, den Lichtstrahl zu wählen, resp. zu ändern, an den es sich fesseln will; ist es jedoch einmal an ihn gefesselt, reagiert es in derselben Art wie die Fliegenmade.

Es kann auch geschehen, dass auch der Mensch nur einen Punkt im Raume hat, zu welchem sich sein Auge wenden kann. Es wird erzählt, dass Leute im Dunkeln durch Irrlichter verführt worden sind und die Erzählung soll etwas Wahres an sich haben. Der Mensch geht in der Dunkelheit und bemerkt ein Licht vor sich; er nähert sich demselben, nicht weil es seine Neugier erweckt, auch nicht weil er dasselbe für das Leuchten einer Lampe im Dorf hält, sondern er nähert sich demselben, auch wenn er es für ein Irrlicht hält, aus demselben Grunde, wie ein ungeschulter Radfahrer einem Passanten begegnet und ihn zu meiden suchend, gerade auf ihn hinfährt, und aus demselben Grunde, aus welchem ein Nachtschmetterling in die Flamme fliegt: wenn der Mensch nichts anderes als das Licht sieht, so muss er seine Augen demselben zuwenden, und wenn er es betrachtet, so muss er seine Bewegungsrichtung von der Lage des Lichts abhängig sein lassen, welches zuletzt an

das Annähern an dasselbe führen wird. Die Erzählungen von den Irrlichtern sind so verwandt den bekannten Tatsachen des Fluges der Insekten in die Flamme, dass an ihrer Verwandtschaft nicht zu zweifeln ist, sie bieten uns einen Fall von ziemlich reinem Phototropismus des Menschen. Man sage nicht, dass es bloße Erzählungen von zweifelhaftem Werte sind, denn sie sind nur ein Beispiel von vielen anderen; frage man einen Zyklisten, er wird uns die Tatsache bestätigen, oder versuche man die Sache selbst: Geht man durch eine Straße und eine Erscheinung in der Mitte derselben zieht unsere Aufmerksamkeit an sich, so nähern wir uns unwillkürlich etwas der Mitte der Straße.

Ich schließe meine Erörterung; ich habe in derselben noch einmal versucht, zu beweisen, dass der Phototropismus keine mysteriöse, den niederen Wesen eigentümliche Erscheinung ist, sondern dass er dasselbe ist, was man Sehen, Betrachten, Fixieren eines Gegenstandes nennt. An den niedersten Stufen besteht wohl der Phototropismus nur in einer Orientierung des Tieres zur unbemerkten Lichtquelle, man kann jedoch bereits bei den Insekten finden, dass sich das Insekt auch zu anderen Lichtquellen orientieren kann; die Erscheinung, dass ein isolierter Punkt fixiert wird, ist nur ein mehr spezialisierter Fall des Phototropismus. Der Mensch steht in dieser Hinsicht nur insofern über den niederen Wesen, dass er eine Wahl zwischen den zu fixierenden Raumstellen treffen kann, er steht jedoch insofern auf der gleichen Stufe mit den Tieren, dass er im hellen Raume mit offenen Augen etwas fixieren muss und in bezug auf diese fixierte Raumstelle verhält er sich ganz ebenso, wie ein niederer, phototropisch reagierender Organismus.

Ich behaptete, dass man sich unter dem Phototropismus nichts Mysteriöses vorstellen soll; dadurch will ich nicht sagen, dass an demselben nichts Wichtiges mehr zu erforschen sei, nur möchte ich das Unbekannte an demselben gerade darin suchen, was den meisten ein nebensächliches Problem zu sein scheint und als leicht verständlich, was andere als dunkel betrachten. Das wichtigste Problem des Phototropismus liegt meines Erachtens nicht darin, dass gewisse Organismen eine eigentümliche Fähigkeit haben, sich gegen den Lichtstrahl bestimmt zu orientieren, sondern in der Frage, wie es möglich ist, dass der Organismus, sei es nur ein Flagellat oder das Auge eines Menschen, den Lichtstrahl findet, welche Kraft ihn gegen denselben orientiert. Dieses Problem, sage ich, gilt ebenso für den Menschen wie für ein einzelliges Wesen; denn auch für den Menschen ist bisher die elementare Tatsache nicht erklärt, wie der Mensch dazu kommt, einen Punkt im Raume zu fixieren.

Wie kommt es, dass ich so leicht eine Raumstelle mit unbeweglichen Augen längere Zeit hindurch betrachten kann, dass ich jedoch

eine Kraft anwenden muss, um das Auge von einem Punkt zu einem anderen überzuführen (wie groß mag diese Kraft sein), warum muss ich etwas im gesehenen Raume fixieren, warum zieht ein sich vor meinen Augen verschiebender Raum (z. B. die aus den Fenstern eines fahrenden Zuges betrachtete Gegend) ganz notwendig die Augen mit sich? Welcher physiologische Grund liegt dem Nystagmus unter, der bereits bei den Crustaceen, ferner bei den Insekten und bei allen Wirbeltieren vorkommt?

Ich habe versucht, auf diese Fragen in meiner oben erwähnten Arbeit zu antworten; ich habe mich auf Analogien zwischen dem Geotropismus und Phototropismus gestützt, und habe diese Analogie bis in ihr Extrem durchführen wollen. Doch wurde mein Gedanke, dass wie die Schwerkraft die Richtung durch einen Zug angibt, dass auch der Lichtstrahl in dem Organismus eine physiologische Spannung bewirkt, sehr ungünstig aufgenommen und es bleibt mir noch heute nichts anderes übrig als zu behaupten, dass ich auch heute keine andere Erklärung finde, welche besser den Tatsachen des Phototropismus angepasst wäre.

Über einen parasitisch lebenden Schmetterling, Bradypodicola hahneli Spuler.

Von Arnold Spuler in Erlangen.

Vor einigen Jahren erhielt ich von Dr. O. Staudinger, dem Manne, der so ungemein dazu beigetragen, die Arten der Schmetterlinge der ganzen Erde kennen zu lernen, einen interessanten Schmetterling geschenkt, den — mit 1 oder 2 weiteren Stücken, wenn ich mich recht erinnere — der so früh verstorbene Dr. Hahnel an einem lebenden Faultier gefunden hatte, auf dem er parasitisch lebe. Dass es Raupen gibt, die andere, sowie frische Puppen morden und verzehren, ist längst allgemein bekannt, ebenso, dass dies im Freien viel weniger vorkommt als bei künstlicher, nicht naturgemäßer Zucht, dass Raupen auch von anderen Insekten als Regel leben, ist auch in manchen Fällen festgestellt. Dass sie in trockenen Vegetabilien und auch von trockenen animalischen Stoffen, namentlich von Horngebilden, Haaren und Federn, leben, ist von vielen Arten bekannt. Dass aber die Raupen am lebenden Tier schmarotzen als Ektoparasiten, und dass auch die *Imago* im Fell des Wirtes sich aufhält, das ist meines Wissens bisher von keinem Schmetterling bekannt geworden. So hat denn die Form, die ich im folgenden beschreiben will, besonderes Interesse in biologischer Hinsicht — aber auch in morphologischer weist sie viel Merkwürdiges auf.

Ich gebe zunächst eine Beschreibung des Tierchens, der ich die Diagnose vorausschicke:

Nov. Subfam. *Bradypodicolinae*,
Nov. Genus *Bradypodicola* Spuler.

Pyralis corpore applanato, antenn. filiform. partim squammat. part. subtil. ciliatis, ocellis et palpis maxill. deficient., palpis labial. brevis (in ♂); tibiis mediis in fine, posticis prope medium et in fine bicalcaratis, primo. tars. ant. articulo in fine spina magna; alis ant. area discoid. valde tenue et parva, syst. venos. *II* tribus (4?) tantum ramis terminal., venis α et β pervalidis, β laquea basal. formata marginem intern. attingente; alis post. latis, venis $I + II_1$ cum *II*,

Fig. 1.

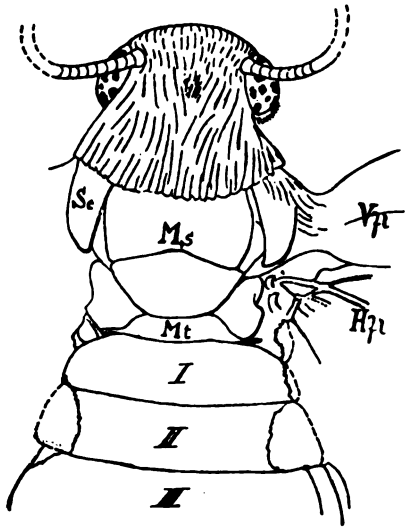


Fig. 2.

Fig. 2.
Kopf und Vorderteil des Thorax von der Seite, letzterer erscheint durch die Einwirkung der Nadel zu dick; etwas stärker als Fig. 1 vergrößert. *P* Labialpalpe, *L* Saugzunge, *Sc* Schulterdecke, *Vfl* Ansatzstelle des Vorderflügels.

Fig. 1.
Vorderkörper der *Bradypodicola hahneli* Spul. von der Dorsalseite gesehen; stark vergrößert. *Vfl* Vorderflügel, *Hfl* Hinterflügel, *Sc* Schulterdecke, *Ms* Mesothorax, *Mt* Übergangsstück am Metathorax, *I, II, III* die drei vordersten Hinterleibsringe. Die gestrichelten Linien am Thorax und Abdomen ergänzt; von den Fühlern nur der basale Teil wiedergegeben.

$III_{2+3\,(?)}$ cum IV_1 partim coniunctis, area discoid. brev., area plicata magna, ven. *V*, α, β normal. decurrentibus.

Nova spec. *hahneli* Spuler.

Corpus ant. et alae anter. colore fulvo-brunneo, al. ant. vix obscurius transverse multistrigat. alae posticae et abdom. sordide albogriseae; corp. longitudo 6,8 mm.

Habitt: *Bradypus* spec. in pelle, teste W. Hahnel.

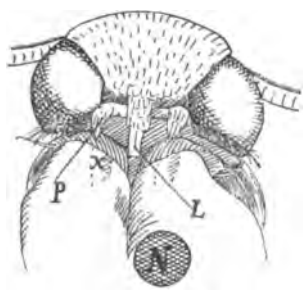
Typus in collectione A. Spuler.

Die Körperlänge des gelbbraunen, sehr lädierten und abgeflogenen Tierchens beträgt 6,8 mm. Der Kopf steht vor und erscheint oberseits durch den gleichmäßig auf den Thorax übergehenden Schuppenbelag nicht abgesetzt (Fig. 1). Die Stirne ist

breit und springt, von der Seite gesehen (Fig. 2), wegen der Abplattung ihrer Unterseite firstartig vor. Die Augen sind groß, nicht behaart, an der dem Thorax zugewandten Kante mit straffen Wimpern versehen (Fig. 2 u. 3). Der Rüssel (Fig. 2 u. 3 *L*) ist ziemlich kräftig, aber weich, an der Wurzel oberseits beschuppt und reicht, hervorgezogen, bis gegen die Thoraxmitte; er war regelrecht spiralig aufgerollt. Die hängenden Labialpalpen sind kurz, ihr Mittelglied kugelig, das Endglied stumpf eiförmig, beide in ihrer Beschuppung und der langen, einen dorsoventral abgeflachten Pinsel bildenden Behaarung versteckt (Fig. 2 u. 3 *P*). Maxillarpalpen waren nicht aufzufinden, dagegen trat nach Entfernung der Beschuppung der Epipharynx als dreieckiges häutiges Läppchen hervor. Der Kopf ist dicht anliegend beschuppt, die Schuppen von der Stirnkante gegen die Mundteile und andererseits gegen den Thorax gerichtet, von den Augen ziehen die Schuppen etwas medial gerichtet in die Höhe (Fig. 1 u. 2).

Die Fühler sind von halber Vorderflügellänge, gegen das gerundete Endglied allmählich verdünnt; ich zählte 43 Glieder. Sie sind zylindrisch, die letzten 10 Glieder an der Unterseite durch Einkerbungen voneinander abgesetzt. An drei Vierteln ihres Umfanges sind sie anliegend beschuppt, unten aber fein bewimpert und nahe dem Ende jedes Gliedes mit zwei seitlich abstehenden stärkeren Borsten besetzt; die Bewimperung erscheint an den abgesetzten Gliedern büschelig. Das unterste sichtbare (Wurzel?) Glied ist kräftig, länger und dicker als die übrigen.

Fig. 3.



Kopf und Anfang des Thorax von unten und kaudalwärts gesehen; ebenfalls stärker als Fig. 1 vergrößert. *P* Labialpalpe, *L* Zunge, *X* Rinne zur Aufnahme des Endpinsels der Labialpalpe.

Der Thorax ist sehr stark abgeflacht. Unterseits (Fig. 3) erscheint er vorn gegenüber der ebenen Fläche, welche hinten an den Augen den Kopf begrenzt, abgeschnitten und trägt unten seitlich mit den Wimpern korrespondierende abstehende, büschelig angeordnete, steife Haare. Beim Senken des Kopfes, dessen Ventralseite dann der Unterlage flach anliegt, kommen beide ebenen Flächen aufeinander zu liegen. Zwischen die Vorderhüften schiebt sich ein ansehnlicher Einschnitt, der Zunge beim Anziehen des Kopfes Raum gewährend. Auf ihnen befindet sich jederseits eine flache Rinne (Fig. 3 *X*) zur event. Aufnahme des Palpenpinsels. Die Struktur des Thorax auf der Dorsalseite ist aus Fig. 1 ersichtlich, ventral ist außer dem größeren Teil der vordersten Hüftplatten leider der Thorax abgefressen, ebenso wie der größte Teil der Unterseite des Abdomens.

Der Hinterleib ist stark abgeflacht und nimmt vom Thorax aus rasch an Breite zu bis zum 5. Segment, um sich im gleichen Konturbogen bis zum 58. wieder zu verschmälern, die letzten Teile springen als stumpfer Zapfen vor. Über den Genitalapparat ist am Exemplar, wie es vorliegt, nichts zu eruieren; da für die systematische Stellung Wesentliches aus einer genaueren Untersuchung desselben nicht zu erwarten ist, habe ich es vorgezogen, das Tierchen nicht noch weiter für die Beurteilung des Habitus zu zerstören.

Die Schenkel der Beine sind nur für Vorder- und Mittelbeine sicher festzustellen, an dem einen Hinterbein, das ich noch besitze, nur im distalsten Teil erhalten. Die Vorderschenkel (Fig. 4) sind sehr breit und natürlich ganz flach, wie die übrigen anliegend be-

Fig. 4.

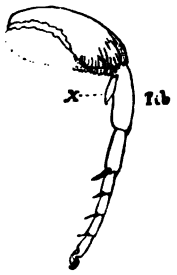


Fig. 5.

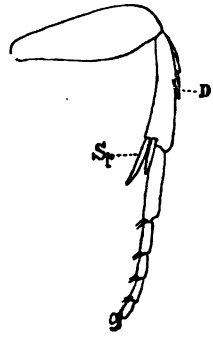


Fig. 6.

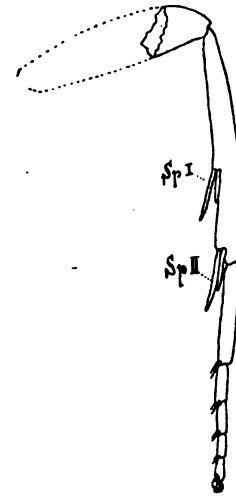


Fig. 4.
Vorderbein, Schenkel ergänzt; *Tib* Vorderschiene, *X* Schienenblatt.

Fig. 5.
Mittelbein; *D* Schuppenkante, *Sp* Endsporenpaar.

Fig. 6.
Hinterbein; in gleicher Vergrößerung wie die Fig. 4 u. 5. *Sp I* u. *Sp II* die Mittel- u. Endsporen.

schuppt. Die Mittelschenkel sind wesentlich schlanker, etwas keulenförmig gestaltet, die Hinterschenkel vermutlich noch schlanker.

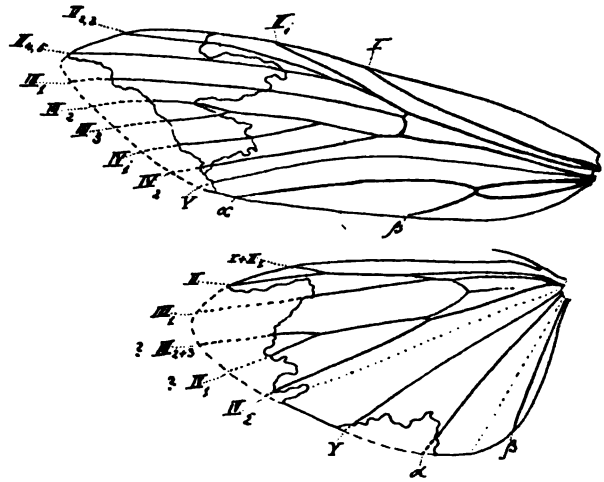
Die Vorderschienen (Fig. 4 *Tib*) sind etwas über halb so lang als der Vorderschenkel, viel schlanker als dieser und tragen ein kräftiges, in eine etwas gebogene Spitze auslaufendes, auf der der Tibia zugekehrten Seite mit kräftigen, plumpen Stacheln besetztes Schienenblatt (*X*). Sporen fehlen. Die schlankeren Mittelschienen (Fig. 5) tragen ein ungleiches Endsporenpaar (*Sp*) und eine kräftige Schuppenkante (*D*). Die Hinterschienen (Fig. 6) sind gestreckt, vermutlich erheblich länger als das Hinterfemur, mit Mittel- (*Sp. I*) und Endsporen (*Sp. II*) versehen.

Auch die Tarsen nehmen von vorn nach hinten an Länge zu; sie tragen an Mittel- und Hinterbeinen an den Gliedern 1—4

je ein paar kräftiger, spitzer, eingelenkter Dornen am Ende. An den Vordertarsen ist nur je ein Dorn vorhanden, der am Ende des ersten Gliedes außerordentlich kräftig.

Die Flügel sind anliegend kräftig beschuppt, leider der Saum der Vorderflügel gar nicht, der der Hinterflügel nur teilweise erhalten. Die Vorderflügel haben ein höchst eigenartiges Geäder, wie es Fig. 7, aus beiden Vorderflügeln kombiniert, zur Darstellung bringt. Das Diskoidalfeld ist schmal und erreicht nicht die Flügelmitte, es ist außen durch eine sehr kräftige, mäßig konkave Querader abgeschlossen. Ader *I* mündet vor der Flügelmitte in den Vorderrand und verläuft näher an Ader *II* als an der Flügelkante. Ader *II* teilt sich erst hinter dem Diskoidalfeld und zwar nur in

Fig. 7.



Die Flügelgeäder. Die feinen gewellten Linien geben die Grenzen der erhaltenen Flügelteile an, die Ergänzungen gestrichelt dargestellt.

drei Äste, wenigstens waren nicht mehr an dem Material nachzuweisen. Möglich ist, dass sich bei vollständiger Entfernung der Schuppen noch ein schwacher Nebenast von $II_{2,3}$ findet, der dann als II_2 aufzufassen wäre, am vorliegenden Exemplar glaube ich gewisse Bilder in der Gegend des Flügels nicht als einen solchen Ast deuten zu dürfen, leider konnte ich, wegen der Brüchigkeit der Flügel, nicht volle Klarheit in der Gegend schaffen. System *III* ist mit Endast III_1 nahe der Vorderecke des Mittelfeldes aufgestützt, III_2 und III_3 sind basal miteinander und dann mit IV_1 resp. *IV* verschmolzen. System *IV* teilt sich erst jenseits des Diskoidalfeldes. *V* ist an Basis und Ende verhältnismäßig gut entwickelt (diese Grenzader zwischen Falten- und Spreitenteil des Flügels ist ja meist erheblich schwächer als die übrigen Adern), in der Mitte

eben noch zu erkennen. Der Faltenteil des Vorderflügels ist sehr kräftig und durch zwei ungemein starke Adern (a und β) gestützt; diese bilden eine lange Wurzelschlinge und darauf erreichen beide, also auch β, den Innenrand.

Der schmutzig weißgraue Hinterflügel ist breit, die Adern *V*, a und β wohlentwickelt, zwei Falten (punktiert in Fig. 7 eingezeichnet) deutlich, die zwischen a und β vielleicht auf einen Nebenast von a zurückzuführen, indes ist an dem Material darüber nichts Sicheres festzustellen. Ader II_1 ist von der Wurzel ab mit *I* verschmolzen. Ader *II* jenseits des recht kurzen Diskoidalfeldes auf eine Strecke mit III_1 und dann, schräg hinziehend, auf lange mit $I + II_1$ vereinigt. Die Grenze des Mittelfeldes bildet einen asymmetrischen Spitzbogen, der wie die basalen Stücke von *II* und *III* nur schwach chitinisiert ist. Ast III_2 ist nicht getrennt vorhanden, vermutlich ist er mit III_3 ganz verschmolzen, dann ist die nächste Ader als IV_1 anzusprechen. Möglich, aber nicht wahrscheinlich, wäre auch eine Verschmelzung von III_3 mit IV_1. Die Haftborste ist kräftig, in der Abbildung um ein Viertel zu kurz geraten.

Die Fransen an Vorder- und Hinterflügeln sind nicht erhalten. Die Vorderflügel des stark öligen Stückes sind glänzend gelbbraun mit kaum angedeuteten feinen dunkleren Querlinien, namentlich im Mittelfeld, leider ist die Erhaltung so schlecht, dass Genaueres über die Zeichnung nicht mehr festzustellen ist. Einen Büschel längerer Haare hinter Ader *IV* der Hinterflügel konnte ich nicht finden, indes könnte er vorhanden gewesen sein.

Zu welcher Gruppe ist nun diese eigenartige Form zu stellen? Von Staudinger erhielt ich sie als eine Tineide und in der Tat liegt die Vermutung, dass sie zu dieser formenreichen Superfamilie gehöre, recht nahe, wenn man sich daran erinnert, dass die Tineides, speziell die *Tineidae*, zum großen Teil die Formen enthalten, deren Raupen an Haaren und Federn, wenn auch daneben auch an trockenen, vegetabilischen Substanzen, leben. Die Wurzelschlinge von Ader a mit β kann einen in dieser Vermutung bestärken; das sehr kurze Diskoidalfeld auf die *Blabophaninae* hinweisen, und auch der Anschluss von III_3 an IV_1, sowie die Teilung von *IV* jenseits des Mittelfeldes bei *Blabophanes* (Subg. *Monopis Hb., H. S.*) *rusticella Hb.* auf diese Gruppe hindeuten. Der eigenartige Bau von System *II* widerspricht dem nicht, die Flügelspitze wäre dann etwas weiter nach hinten, dicht nach III_1 zu legen, nicht, wie in Fig. 7 angenommen, hinter $II_{4,5}$ zu suchen. Die *Blabophanes*-Arten haben eingeschlagene Maxillarpalpen — doch ist auf deren Vorhandensein bei den eigentlichen *Tineidae* kein Gewicht zu legen, ich erinnere nur an *Tineola biselliella Humm.*, der sie ja fehlen. Aber die Palpenform will nicht stimmen und der kräftige Rüssel erst recht nicht. Wenden wir uns an den Hinterflügel, so passt dieser ganz und gar nicht zu den *Tineidae*,

wohl aber vorzüglich zu den Pyraliden, speziell zu den *Galleriinae*; damit stimmt die Verbindung von Ader *II* mit $I + II_1$, ferner die Form des Diskoidalfeldes, der Anschluss von III_{2+3} an IV_1, wenn er auch hier an der Hinterecke des Diskoidalfeldes oder durch eine kleine Querader, bei unserer Art indes in der Mitte des Astes IV_1 erfolgt. Auch die Beine widersprechen nicht, namentlich nicht die Enddornen an den Tarsen. Zumeist haben die Pyraliden keine Wurzelschlinge α β der Vorderflügel, bei den *Galleriinae* aber findet sich eine kräftige als Regel und, nachdem β eine kurze Strecke mit α verschmolzen war, wird sie wieder frei und wendet sich, bei *Galleria mellonella* L. als ansehnlich kräftiger Ast, innenrandwärts, allerdings erheblich vor ihm schon verstreichend. Die *Galleriinae* haben zum Teil im männlichen Geschlecht recht kleine Palpen, im weiblichen buschig dicht behaarte Endglieder, die Palpen unseres männlichen Exemplares widersprechen demnach bei der erheblichen Variabilität der Palpenform einer näheren Verwandtschaft nicht. Der Rüssel, der ziemlich weich ist trotz seiner ansehnlichen Größe, und die Beschuppung an seinem Anfang, passen recht gut zu der fraglichen Gruppe, ebenso die nach vorn herabstreichende Beschuppung der Stirn. Auch das Fehlen der Nebenaugen, ebenso die Fühlerverhältnisse stimmen, letztere sogar sehr genau. Aber bei allen Galleriinen finden sich dreigliederige zierliche Maxillarpalpen, die nur durch die abnorm starke Beschuppung, bei *Gal. mellonella* z. B., plump erscheinen, bei der *Bradypodicola* aber fehlen sie sicher ganz. Die Galleriinen haben auf den Vorderflügeln, namentlich im männlichen Geschlecht, große, ja abnorm große, durch eine konkave Querader zwischen III_1 und III_2 geschlossene Diskoidalfelder, unsere Art ein abnorm kleines; System *II* hat fünf Äste bei den Galleriinen und die Äste II_1 und II_2 entspringen vom Diskoidalfeld stets, II_3 oft, bei der parasitischen Art dagegen haben wir nur drei (vielleicht vier?) Äste, die alle erst jenseits des Mittelfeldes sich vom Stamme abzweigen. Der Verlauf von Ader *I* viel näher an *II* als am Vorderrand stimmt.

Aus dieser Betrachtung ergibt sich also, dass das Tierchen in näherer Verwandtschaft steht mit der Gruppe, die gegenwärtig noch als Unterfamilie *Galleriinae* zu den *Pyralidae* gestellt wird — ob mit Recht, will ich hier nicht untersuchen —, doch wird es durch den Verlauf von Ader *II*, die Kleinheit des Diskoidalfeldes, den Verlauf von III_2 und III_3 und die späte Teilung von Stamm *IV* der Vorderflügel, durch die Verhältnisse der Adern III_2, III_3, IV_1 und IV_2 der Hinterflügel, sowie durch das Fehlen der Maxillarpalpen soweit von ihnen getrennt, dass es eine eigene Unterfamilie, nicht nur eine Gattung innerhalb der *Galleriinae*, bildet.

Dass die Form des Körpers eine Anpassung an die parasitische Lebensweise darstellt, ist wohl ohne weiteres klar, dass dies auch

von den Beinen, speziell auch von dem Enddorn an dem ersten Tarsalglied der Vorderbeine gilt, brauche ich nicht weiter auszuführen. Auch die starke Entwickelung der Adern *a* und *β*, die in dem am weitesten in der Ruhestellung hervorragenden Flügelteil verlaufen, möchte ich als Anpassung an die parasitische Lebensweise auffassen, denn dieser Flügelteil ist dabei besonders dem Verletztwerden ausgesetzt und ist bei der schwachen Stütze, die das rudimentäre System *II* dem Vorderrand gewährt, sicher von erheblicher Bedeutung für das Flugvermögen. Dass dem Tierchen die Saumteile der Flügel leicht verletzt werden, zeigt der Erhaltungszustand unseres Exemplares, dass aber ein unverletztes Diskoidalfeld bei nicht durch die Schuppen versteiftem Flügel und besonderer Stützung des Vorderrandes sehr wesentlich ist, darüber kann nicht wohl gestritten werden, somit ist die Entwickelung eines kräftigen, kurzen Diskoidalfeldes, wie sie eine Haupteigentümlichkeit des Vorderflügels der *Bradypodicola* im Vergleich zu den *Galleriinae* bildet, sicherlich sehr vorteilhaft für die Erhaltung des Flugvermögens bei stärkeren Läsionen des Saumfeldes. Schließlich könnte die eigentümliche Rückbildung von System *II* der Vorderflügel ebenfalls als Anpassung an die parasitische Lebensweise gedeutet werden, doch scheint mir das, was dafür angeführt werden könnte, nicht so gewichtig, dass ich es hier vorbringen möchte, zumal ich keine absolute Sicherheit über die Verhältnisse erlangen konnte. Die Galleriinen leben vorzugsweise am Wachs der Bienenwaben, auch in Hummel- und Wespennestern, von trockenen, animalischen und auch, z. B. *Corcyra cephalonica Stt.*, vegetabilischen Substanzen, ein großer Nahrungswechsel war also mit dem Übergang zum Ektoparasitismus nicht verbunden.

Hoffentlich werden wir in absehbarer Zeit genauere Nachrichten über die Lebensweise und die ersten Stände dieses bis jetzt einzigen als an einem Tiere parasitisch lebend bekannten Schmetterlings erfahren.

Beobachtungen an Hühnerblut mit stärksten Vergrößerungen und mit dem Ultramikroskop.

Von Werner Rosenthal in Göttingen.

Die folgenden Beobachtungen an normalem Hühnerblut sind veranlasst worden durch das Suchen nach kleinsten Krankheitserregern in solchem Blut, sie werden aber auch für die Biologen im allgemeinen nicht ganz ohne Interesse sein.

Denn so eifrig das Blut als dankbarstes und bequemstes Objekt von den ersten Zeiten der Mikroskopie an von ungezählten Forschern untersucht worden ist, so bietet es doch heute noch ebensoviel Probleme wie je dem Morphologen, und die Diskussion über die

Art und Zahl und den Bau seiner morphologischen Elemente wird eben jetzt so lebhaft wie je geführt. Das Interesse der Seuchenforscher aber ist diesem Objekte ebenso sehr zugewandt: denn in dem letzten Jahrzehnt wurde nachgewiesen, dass die Erreger verschiedener Infektionskrankheiten sich im Blute, zuweilen in ungeheuerer Zahl, mikroskopisch nachweisen lassen, so dass aus dem Blutbefund die Krankheit erkannt werden kann; in anderen Fällen können wir zwar den Nachweis führen, dass ebenfalls das Krankheitsvirus reichlich in dem Blutplasma vorhanden ist, der mikroskopische Nachweis ist aber, und zwar anscheinend wegen der Kleinheit der Erreger, noch nicht gelungen. Zu diesen Infektionskrankheiten gehört die Hühnerpest, die den besonderen Anlass zu diesen Untersuchungen bot.

Gerade bei dieser Seuche lässt sich leicht nachweisen, dass der Infektionsstoff in kleinsten Teilchen des Blutserums enthalten ist und dass er von einer gánz besonderen Feinheit sein muss, weil er Filter noch zu passieren vermag, die auch die kleinsten bekannten Bakterien zurückhalten. Da nun die letzteren in ihren Dimensionen schon der Grenze recht nahe kommen, die nach Helmholtz' und Abbe's Berechnungen für die mikroskopische Abbildung kleinster Körperchen besteht, so wurde, zuerst von Löffler (14), die Vermutung ausgesprochen, dass es sich in solchen Fällen um Körperchen unter dieser Grenze, also um auch mikroskopisch unsichtbare Erreger handle. Deshalb dürfen wir das Forschen nach diesen Erregern aber doch noch nicht als aussichtslos aufgeben; denn eben die letzten Jahre haben uns gelehrt, dass sich mit vollster Ausnützung unserer besten bisherigen Hilfsmittel Lebewesen erkennen lassen, die bis dahin den Augen vieler Beobachter entgangen waren, wie z. B. die *Spirochaeta pallida*, und außerdem wurde durch Siedentopf eine Anordnung geschaffen, mit der sich Teilchen, die unterhalb der Helmholtz-Abbe'schen Größengrenze liegen, zwar nicht abbilden, aber doch sichtbar machen lassen (24).

I. Untersuchungsmethoden.

Das eben genannte Verfahren beruht auf dem Prinzip, die Teilchen auf dunkelm Grunde so intensiv zu beleuchten, dass die an ihnen, durch Diffraktion, abgebeugten Strahlen sie gewissermaßen selbstleuchtend machen, so dass sie als helle Punkte dem Beobachter sichtbar werden. Siedentopf hat zweierlei Anordnungen zu diesem Zwecke ausgearbeitet: in dem einen Falle blickt der Beobachter senkrecht auf den Gang des beleuchtenden Lichtkegels: das Objekt stellt in diesem Fall eine ziemlich dicke Schicht des zu untersuchenden durchsichtigen Körpers, eines Glasflusses zum Beispiel, oder einer Flüssigkeit dar, von dem aber nur eine mikroskopisch dünne (2–3 μ dicke) Schicht beleuchtet wird. Diese

Untersuchung ist deshalb nur dann möglich, wenn es sich um soweit klare Körper handelt, dass die oberen, nicht durchleuchteten Schichten die Beobachtung nicht verhindern. Teilchen von der Größe der Blutkörperchen dürfen deshalb nicht vorhanden sein und auch Blutserum kann nur in Verdünnung so mit Erfolg untersucht werden. Um auch trübe Flüssigkeiten „ultramikroskopisch" untersuchen zu können, hat Siedentopf eine zweite Anordnung konstruiert, die auf einem von Abbe erdachten Prinzip beruht. Der zentrale Teil des Objektivs ist durch Schwärzung eines Feldes der Frontlinse abgeblendet; die Beleuchtung geschieht mittelst einer Lupe, die einen genau dieser Blende entsprechenden Strahlenkegel auf das Präparat wirft. Es kann also kein direkter Strahl aus der Lichtquelle durch das Objekt in das Auge gelangen, sondern lediglich solche Strahlen, die durch Beugung an den Teilchen des Objektes in solchem Maße von ihrer Richtung abgelenkt worden sind, dass sie nun als Randstrahlen die freien peripheren Teile des Objektivs passieren können. Die Vorzüge dieser Anordnung vor der älteren Art der Dunkelfeldbeleuchtung mit zentraler Blende im Beleuchtungsapparat und konzentrischer Abblendung des Objektives, bei der durch Reflexe eine diffuse Erhellung des Gesichtsfeldes bestehen blieb, zeigen sich darin, dass bei richtiger Einstellung des Apparates das Gesichtsfeld tiefschwarz, vorhandene Teilchen und größere Gebilde aber als leuchtende Sternchen oder umzogen von mehreren hellleuchtenden Konturen erscheinen.

Über Untersuchungen frischen Blutes mit dieser Vorrichtung zur Sichtbarmachung ultramikroskopischer Teilchen hat meines Wissens bisher nur Raehlmann (22) berichtet und zwar hat er sehr auffallende, von anderer Seite noch nicht bestätigte Befunde erhoben. Mir ist die Benützung dieses kostbaren Apparates ermöglicht dank einer Unterstützung, die ich aus dem Elizabeth Thompson Science Fund zu Boston erhalten habe.

Über eine besondere Technik bei der eigentlich mikroskopischen Untersuchung frischer Körperflüssigkeiten hat am genauesten John Siegel berichtet in seinen höchst interessanten, in den Schlussfolgerungen aber noch sehr bestrittenen Untersuchungen über die Ätiologie der akuten Exantheme, der Maul- und Klauenseuche und der Syphilis (26—29). Er empfiehlt intensivste künstliche Beleuchtung, wofür er meist eine Auerlampe verwendet, starke Abblendung dieses Lichtes und die Benützung der stärksten, 12 ja 18fach vergrößernden Kompensationsokulare in Verbindung mit den vollkommensten apochromatischen Immersionslinsen mit weiter Apertur. Die beiden genannten Autoren verwandten bei ihren Untersuchungen verdünntes Blut; Raehlmann benützt 0,6% Kochsalzlösung zur Verdünnung, John Siegel empfahl zunächst abgekochtes destilliertes Wasser zu diesem Zweck; in den späteren Mitteilungen

empfiehlt auch er physiologische Kochsalzlösung oder aber gar keine Verdünnung des Blutes. Im letzteren Fall ist es nötig, das Blut in so dünner Schicht auszubreiten, dass die roten Blutkörperchen noch durch breite Zwischenräume getrennt liegen, damit man neben ihnen die etwa vorhandenen kleineren Gebilde erkennen kann.

Ich habe bei meinen Untersuchungen von Anfang an Verdünnungen mit steriler Kochsalzlösung von 0,85% verwendet und zwar verfahre ich folgendermaßen: Objektträger und Deckgläser, mit Alkohol und Äther gereinigt, sind vor dem Gebrauch sterilisiert; die Blutentnahmestelle, beim Huhn immer eine Spitze des Kammes, wird ebenfalls mit Alkohol und Äther gereinigt. Auf Objektträger oder Deckglas wird ein Tröpfchen der Verdünnungsflüssigkeit gebracht, das frisch vorquellende kleinere Blutströpfchen in diesen Tropfen hinein abgetupft und nun möglichst rasch zugedeckt und mit Wachs umrandet.

Da aber meine eigenen Beobachtungen mir in Übereinstimmung mit den Angaben Weidenreich's (31) und Mosso's (18) dartaten, dass es wirklich indifferente Salzlösungen zur Verdünnung des Blutes nicht gibt, habe ich auch Kontrollpräparate ohne Zusatz angefertigt: dazu tupfte ich ein kleines Blutströpfchen mit einem sehr dünnen Deckglas (0,08 mm dick) ab und legte es auf den Objektträger auf: in der Mitte wird dann die Schicht etwas dicker und die Blutkörperchen liegen dicht gedrängt, an den Rändern aber breitet sich das Serum etwas langsamer in einer außerordentlich dünnen Schicht aus, so dass auch die flach liegenden Erythrozyten festgeklemmt und je weiter hinaus, desto spärlicher werden. So erhält man auch in derartigen Präparaten kleine Bezirke, die sich zur Untersuchung des Blutplasma auf kleinste suspendierte Teilchen und zur ultramikroskopischen Betrachtung eignen. Auch diese Untersuchungsweise hat ihre Nachteile: die roten Blutkörperchen sind fixiert, liegen alle auf der Fläche und werden durch den Druck des durch die Kapillarität angesaugten Deckglases mehr oder minder deformiert. Es sind nur kleine Bezirke, in denen man das Plasma untersuchen kann und in diesen ist die Schicht so dünn, dass frei schwebende Teilchen leicht und bald an den Glasflächen haften bleiben und dadurch der Beobachtung entzogen werden.

Weidenreich (35) hat zur Untersuchung der Gestalt der Erythrozyten als indifferentes Zusatzmittel Blutserum derselben Tierart empfohlen; für unsere Zwecke eignet sich dasselbe nicht, da wir nicht wissen können, was für mikroskopisch oder ultramikroskopisch sichtbare Teilchen wir damit in das Präparat bringen. Für die ultramikroskopische Untersuchung kann auch die Aufsaugung des Blutes in Hollundermarkscheibchen, wie sie Arnold und seine Schüler üben (2), nicht in Frage kommen. So bleibt

nur die vergleichende Untersuchung des mit Salzlösungen verdünnten Blutes und des Blutes ohne Zusatz.

II. Blutstäubchen und freie Granula im Blut.

Untersucht man mit Salzlösungen verdünntes Hühnerblut mit dem Ultramikroskop, so sieht man immer neben den Blutkörperchen in größerer oder geringerer Zahl lebhaft frei tanzende leuchtende Pünktchen. Die Bewegungen derselben sind bei den starken Vergrößerungen (1000mal bis 2250mal), die man anwenden kann, überraschend ausgiebig und rasch; ich habe Exkursionen von 1—2 μ, die mehrfach in der Sekunde erfolgen, beobachtet.

Man hat oft den Eindruck, als ob die Teilchen sich fortschnellten und möchte diese Bewegungen zuerst für Eigenbewegungen halten. In diesem Sinne hat wohl zuerst Kahane (13), die Bewegungen solcher kleinster Körperchen im Blut beobachtet und beschrieben. Mit H. F. Müller (20), der für derartige Teilchen die Bezeichnungen Blutstäubchen oder Hämokonien eingeführt hat, bin ich überzeugt, dass es sich lediglich um Brown'sche Molekularbewegung handelt, wenn auch die Teilchen unter diesen schwingenden oder zitternden Bewegungen vom Platz rücken, weil sich Flüssigkeitsströmungen in den Präparaten wohl kaum ganz vermeiden lassen. Da die Präparate bei der ultramikroskopischen Untersuchung auf der Kante stehen, senken sich die Teilchen in der Regel und wandern so langsam, an den meist festhaftenden Erythrozyten vorbei, durch das Gesichtsfeld.

Ein Teil dieser Körperchen erscheint als lichtschwache Pünktchen und stellt unzweifelhaft „submikroskopische", auf andere Weise nicht abbildbare Teilchen dar, die in keiner Dimension die halbe Wellenlänge des beleuchtenden Lichtes erreichen. Man sieht aber alle Übergänge zu heller leuchtenden Teilchen und auch zu solchen, die schon Abweichungen von der Kreisform erkennen lassen, also eine mikroskopisch darstellbare Ausdehnung haben müssen. Der Siedentopf'sche Apparat ist nun mit einer Vorrichtung versehen, die den raschen Übergang von der Dunkelfeld- zur gewöhnlichen Beleuchtung gestattet: mit drei Handgriffen kann die beleuchtende Lupe gegen den üblichen Abbe'schen Kondensor ausgewechselt und die Irisblende, und wenn man will zugleich eine Mattscheibe, eingeschaltet werden. Macht man von dieser Möglichkeit Gebrauch, so kann man sich überzeugen, dass die größeren, helleuchtenden Körperchen auch bei direkter Beleuchtung erkennbar sind: dieser Wechsel der ultramikroskopischen und der regulär mikroskopischen Betrachtung ist ein gutes Mittel, sich für die äußersten Leistungen der Mikroskopie einzuüben. Viele sorgfältig wiederholte Versuche haben mich aber überzeugt, dass das Urteil, das man sich auf diesem Wege bildet, ob gewisse Teilchen wirklich „submikroskopisch",

oder noch auf gewöhnlichem Wege erkennbar sind, unzuverlässig ist. Man kann nämlich mit dem zentral abgeblendeten Objektiv und der zum ultramikroskopischen Apparat gehörenden Bogenlampe nicht dieselben günstigsten Beleuchtungsverhältnisse erhalten, wie mit einem gewöhnlichen Objektiv; verengert man die Irisblende über ein gewisses Maß, so erhält man eine Dunkelfeldbeleuchtung, nur viel unvollkommener als mit der „Speziallupe", die man eben ausgeschaltet hat; erweitert man die Blende, bis das Gesichtsfeld hell erscheint, so ist die Strahlenfülle schon zu groß für die Erkennung kleinster, farbloser Körperchen.

Das beste Ergebnis erhält man mit etwas exzentrischer mäßig enger Blende, aber doch nie ein so gutes, als wenn man dieselben Präparate mit der oben angegebenen, von Siegel besonders empfohlenen Anordnung betrachtet; dann lernt man bald einen überraschend großen Teil der im ultramikroskopischen Bild so auffallenden Teilchen auch hier erkennen[1]).

Bei solchen vergleichenden Untersuchungen mit verschiedenartiger Beleuchtung drängt sich einem die Beobachtung auf, dass die Helligkeit und die Größe der Beugungsscheibchen im ultramikroskopischen Bild durchaus nicht von der Größe der betreffenden Teilchen allein abhängt. Man erkennt zuweilen bei gewöhnlicher Beleuchtung durchaus nicht allzu kleine Körperchen, aber allerdings sehr blass, die man im ultramikroskopischen Bild als ebenso blasse, wenig auffallende Lichtpünktchen wiederfindet, während andere auffallend hell leuchtende Teilchen, deren Beugungsscheibchen eine gut messbare Ausdehnung haben, sich im gewöhnlichen Bild als allerwinzigste, kaum erkennbare Teilchen entpuppen, die allerdings dann sehr stark lichtbrechend oder undurchsichtig erscheinen. Die Diffraktion, die uns die Teilchen bei der Siedentopf'schen Anordnung sichtbar macht, hängt eben nicht nur von der Größe, sondern auch von der Durchsichtigkeit und dem Brechungsindex der Körperchen ab.

In den Hühnerblutkochsalzpräparaten nun finden sich die wirklich submikroskopischen Teilchen in außerordentlich wechselnder Menge: zuweilen spärlich, nur einzelne auf mehrere Erythrozyten, selten in großer Zahl, alle Lücken zwischen letzteren erfüllend.

1) Die Bilder, die man so mit enger Blende erhält, beruhen jedenfalls auch zum großen Teil auf Diffraktion, wie ja auch Abbe eine hierauf begründete Theorie der mikroskopischen Abbildung geschaffen hat. Versucht man diese Teilchen mit Hilfe von Okularmikrometern zu messen, so erkennt man, dass ihre Konturen nicht einfach und scharf sind, sondern ebenfalls Beugungsscheibchen darstellen. Mir scheint es daher nicht unwahrscheinlich, dass wir auch auf diesem Wege schon Teilchen sichtbar machen können, deren Dimension unterhalb der Helmholtz-Abbe'schen Größengrenze, der halben Wellenlänge des beleuchtenden Lichts, bleibt, und die also in diesem Sinne auch schon als submikroskopisch zu bezeichnen wären. Für Linien, die in einer Dimension weit unter dieser Grenze bleiben, hat Lord Rayleigh eine derartige Berechnung ausgeführt.

Solche Unterschiede kann man nicht nur zwischen Präparaten, die aus dem Blut verschiedener Tiere oder zu verschiedenen Zeiten angefertigt sind, sondern zuweilen auch in zwei gleichzeitig und möglichst auf gleiche Weise angelegten Präparaten von demselben Blut finden, ja sogar auch in verschiedenen Teilen eines Präparates. Eine genaue Vergleichung lehrt dann meist, dass dort, wo diese Stäubchen zahlreicher auftreten, auch sonstige Veränderungen sich deutlich machen: eine größere Zahl von Erythrozytenschatten, Spuren einer Quetschung oder von Schrumpfung. Zuweilen kann man auch Erythrozyten sehen, die einen deutlichen Riss, eine Verletzung aufweisen und diese Wunde fällt im ultramikroskopischen Bild dadurch auf, dass ein kleines, aber lebhaft durcheinander zitterndes und flimmerndes Häufchen von Blutstäubchen sie umgibt.

Die Zahl der submikroskopischen Körperchen nimmt in den ersten Stunden nach der Anfertigung eines Präparates meist deutlich zu; sie kann aber, besonders wenn das Präparat gequetscht worden ist, auch schon nach wenigen Minuten sehr groß und in anderen Fällen auch nach Stunden sehr spärlich sein. In noch weiterem Verlauf mindern sich die freitanzenden Körperchen meist. Vermutlich bleiben sie großenteils an den Glasflächen haften; dadurch werden sie zwar nicht ultramikroskopisch unsichtbar, aber sie lassen sich nun nicht mehr von solchen Teilchen, die von vornherein dort hafteten, unterscheiden und leider gelingt es nicht, die zu verwendenden Gläser völlig „ultramikroskopisch rein“ zu putzen.

In den Hühnerblutpräparaten ohne Zusatz habe ich nie größere Mengen submikroskopischer Stäubchen gefunden, außer wenn grobe Quetschungen des Präparates erfolgt waren. Vereinzelte submikroskopische wie auch ziemlich helle, schon bei direkter Beleuchtung erkennbare Teilchen findet man jedoch immer.

Ich glaube deshalb, dass im Hühnerblut in größerer Menge auftretende submikroskopische Teilchen als Kunstprodukt anzusehen sind: als Ausdruck einer Eiweißfällung, die entweder allein durch die Verdünnung des Blutplasma mit einer Salzlösung oder, häufiger, dann eintritt, wenn vorher Bestandteile der roten Blutkörperchen in das Plasma gelangt waren.

Bei Säugetieren liegen die Verhältnisse vermutlich anders. Ich habe zu Vergleichszwecken öfters Menschen- und Kaninchenblut in entsprechender Weise wie das Hühnerblut untersucht. Auch hier waren die Befunde submikroskopischer Körperchen außerordentlich wechselnd; sie fanden sich aber zuweilen in großer Zahl auch in ganz frischen Präparaten ohne jeden Zusatz oder Zeichen einer Schädigung. Nun findet man, wenn man viele Proben menschlichen Blutserums zu sehen Gelegenheit hat, darunter nicht ganz selten durchaus trübe, opaleszierende. Ein solches Blut muss ultramikro-

skopisch sich von diskreten, leuchtenden Teilchen erfüllt zeigen; die wechselnde Zahl solcher Blutstäubchen in verschiedenen Proben von demselben gesunden Individuum, die schon von H. F. Müller selber, wie auch schon von älteren Autoren, hervorgehoben worden ist (20), hängt vermutlich mit dem Verlauf der Verdauung und dem Eintritt der Chylusflüssigkeit in den Blutstrom zusammen.

Ich glaube nach meinen Beobachtungen, dass eine Unterscheidung zwischen den kleinsten, rein submikroskopischen Teilchen und den H. F. Müller'schen Blutstäubchen sich nicht durchführen lässt, und wir den Begriff der letzteren auch auf die mit dem Siedentopf'schen Apparat erst sichtbar gewordenen Teilchen des normalen Blutes ausdehnen müssen.

Erst nach Abschluss dieser Niederschrift wurde mir eine Mitteilung bekannt, die C. Reichert 1905 der Wiener Akademie der Wissenschaften eingereicht hat (36). R. hat im frischen unverdünnten Menschenblut mit Hilfe des Ultramikroskopes ebenfalls solche Teilchen gefunden und Beziehungen zwischen ihrer Häufigkeit und Alter und Nahrungsaufnahme der Versuchspersonen aufgestellt. Die älteren Untersuchungen über Blutstäubchen erwähnt er nicht.

Neben den bisher besprochenen allerfeinsten finden sich im Blut gesunder Hühner nur sehr spärlich größere, d. h. von $^1/_2$ bis zu höchstens 2 μ im größten Durchmesser messende Gebilde; doch wird man bei sorgfältigem Suchen auch solche von verschiedener Gestalt und Lichtbrechungsvermögen nie ganz vermissen; bestimmte Typen unter diesen Körperchen, die großenteils dieselbe lebhafte Molekularbewegung zeigen, wie die eigentlichen Blutstäubchen, kann ich nicht aufstellen. Viel häufiger habe ich sie im Blute kranker Hühner gefunden, und da lässt sich eine Art derselben nach ihrer Herkunft bestimmen: nämlich spindelförmige, stark lichtbrechende Körperchen von etwa $^1/_2$ μ Dicke und 1—2 μ Länge, die nichts anderes sind als freie azidophile Körnelungen der eosinophilen Blutzellen, die beim Huhn diese leicht kenntliche Spindelform besitzen. Auch in Trockenpräparaten desselben Blutes kann man durch die charakteristische Färbung diese freien Granula neben zerfallenden azidophilen Zellen nachweisen, so dass eine Verwechslung, etwa mit Bakterien, ausgeschlossen ist. Deshalb glaube ich auch die Mehrzahl der von ihnen verschiedenen, aber in der Größenordnung entsprechenden Teilchen als Trümmer von zugrunde gegangenen Leukozyten ansehen zu dürfen[1]).

1) Die von Rachlmann [22] mitgeteilten Befunde über sich bewegende Teilchen innerhalb verschiedener Arten von Blutkörperchen habe ich nicht bestätigen können.

III. Fadenbildung im Hühnerblut.

Die bisher geschilderten Befunde haben gewiss durchaus nichts Auffallendes an sich. Aber zuweilen kann man sehr überrascht werden, wenn man ein mit ungefähr isotonischer Kochsalzlösung bereitetes Hühnerblutpräparat einige Stunden oder auch einen Tag nach der Herstellung wieder mit stärkster Vergrößerung untersucht. Da kann man nämlich zwischen den roten Blutkörperchen und ihnen anhaftend eine große Zahl zarter Fädchen von beträchtlicher Länge, die wohl sogar die Erythrozyten an Zahl übertreffen können, finden. Das auffallendste an diesen Fädchen ist ihre Beweglichkeit: fortwährend sieht man sie, wie ein von wechselnden Strömungen bewegtes Wassergewächs sich wellenförmig schlängeln und die festgehefteten mit den freien Enden sich nach allen Seiten wenden. Sie haben gemeinsam eine große Zartheit, geringe Lichtbrechung, einen meist ganz glatten Kontur uud die große Flexilität; an Länge sind sie außerordentlich verschieden, von 2—25 μ, und auch ihre Dicke variiert etwas: vielleicht können sie zuweilen beinah $^1/_2$ μ Dicke erreichen und sind dann auch bei geringer Okularvergrößerung und hellem Gesichtsfeld erkennbar, die meisten aber sind dünner und stehen gerade an der Grenze des mikroskopisch darstellbaren, so dass sie mit schwächeren Okularen oder nicht intensivster Beleuchtung kaum aufzufinden sind.

Wenn sie zahlreich vorhanden sind, so findet man vielleicht die Mehrzahl frei fluktuierend; bei sonst ganz glattem Kontur erscheinen dann die Enden meist leicht verdickt und abgerundet. Je seltener sie sich finden, desto spärlicher sind die frei schwimmenden gegenüber den an Blutkörperchen angehefteten. Und zwar findet man sie am häufigsten einzeln dem Polende eines roten Blutkörperchens angeheftet. Seltener findet man Erythrozyten, die an beiden Polen solche Fädchen tragen. In manchen Präparaten aber treten sie auch nicht so selten mehrfach an einem Erythrozyten auf: sie sind dann meist kleinen Zäckchen an den Polen angeheftet, seltener gehen sie von einem anderen Punkt des Randes, oder von der Fläche in der Nähe des Kerns aus.

Bei einem so überraschenden Befunde drängt sich naturgemäß zuerst die Frage auf: handelt es sich um Verunreinigungen, um selbständige Lebewesen? Dafür könnte ja die auffallende Beweglichkeit, das Auftreten in den Präparaten erst im Verlaufe einiger Zeit und die Zunahme an Zahl während eines gewissen Zeitraumes sprechen. Nun, Bakterien sind es gewiss nicht: dazu sind die Fädchen zu zart, zu schwach lichtbrechend und vor allem zu flexil; wegen dieser Eigenschaft könnte man an die jetzt eine so bedeutende Rolle spielenden Spirochäten denken: aber außer der Flexilität ergibt sich doch auch mit diesen kein wesentlicher Ver-

gleichspunkt. Sie können aber vor allem deshalb weder Bakterien noch Spirochäten sein, weil ihre Färbung in Trockenpräparaten nicht gelingt. Und eine sorgfältige Beobachtung ergibt auch sonst keinen Anhalt, sie für Lebewesen zu halten: ihre Bewegungen tragen immer den Charakter eines passiven Fluktuierens und so auffallend ausgiebig sie auch bei den starken Vergrößerungen erscheinen, so bleiben sie doch immer entsprechend der Brown'schen Bewegung benachbarter freier Blutstäubchen. Man findet auch kein Zeichen einer Vermehrung durch Teilung an ihnen; und während in dem einen Präparat innerhalb einiger Stunden eine große Zahl dieser Fädchen erscheint, findet sich in einem anderen zu Beginn wie Ende des gleichen Zeitraums nur dieselbe sehr spärliche Zahl. Von einer erkennbaren Struktur dieser Fädchen kann überhaupt keine Rede sein.

In möglichst rasch nach der Anfertigung untersuchten Präparaten habe ich nie einen solchen fertigen Faden finden können, die zahlreichsten aber in 10—24 Stunden alten Präparaten. Wir müssen also annehmen, dass die Fädchen aus den Blutbestandteilen sich außerhalb des Körpers bilden.

Diese Bildung selbst zu beobachten, ist mir aber nur an einem Präparat geglückt, dort aber an zwei verschiedenen Erythrozyten und es erscheint mir lohnend, das Beobachtungsprotokoll im wesentlichen Teil ausführlich wiederzugeben.

Mindestens eine halbe Stunde nach der Blutentnahme zeigt ein Erythrozyt an dem einen Ellipsenpol eine Ausziehung, die in eine zarte, hin- und herpendelnde Geißel übergeht. Diese als Auswuchs des Erythrozytenleibs erscheinende Geißel streckt sich sichtlich, ohne erkennbare äußere Einwirkung: Erythrozyt und Geißelende, besonders das letztere, flottieren frei. Dann ist eine zarte Abgrenzung, wie eine Lücke, zwischen dem Spitzchen des Erythrozyten und dem Faden zu erkennen und auf einmal ist dieser nun etwa 6 μ lange Faden frei und flottiert unter wellenförmigen pendelnden Bewegungen.

Beim Verfolgen dieses Fadens fällt bald eine gleichartige Ausziehung an einem anderen Erythrozyten auf, die zunächst noch kurz ist, etwa 3 μ misst, aber sichtlich sich verlängert. Auch hier ist keinerlei äußere Einwirkung zu erkennen, sowohl der Erythrozyt wie das anscheinend etwas knopfförmige Fadenende flottieren frei. Nun wird das Fadenstück mit dem Okularmikrometer auf 6 μ gemessen. Es streckt sich, immer unter pendelnden, flottierenden Schlängelungen zusehends, ohne merklich dünner zu werden; als es etwa 9 μ lang ist, ist eine deutliche Abgrenzung, wie eine Lücke, von dem Erythrozyten vorhanden, es bleibt aber noch lange mit ihm verbunden und wächst weiter, so dass es ebensolang wie die Längsachse des Erythrozyten, nämlich 12 μ lang wird. Der Erythrozyt

der in einem fort seine Stellung und auch langsam den Ort ändert, wird dauernd in Beobachtung behalten, etwa eine Stunde lang, bis auf einmal der Faden losgelöst ist. Nun wird der Faden im Auge behalten; den Erythrozyten von anderen zu unterscheiden ist nicht möglich. Der Faden zeigt nach der Loslösung keine Veränderung, er bleibt von gleicher Länge und flottiert frei unter auf- und ablaufenden Schlängelungen. Er wird noch eine Viertelstunde etwa beobachtet, dann geht er bei einer Erschütterung des Mikroskops aus dem Gesichtsfeld verloren und kann nicht wieder erkannt werden, da jetzt gleichartige Fäden in größerer Zahl im Präparat vorhanden sind, die beim Beginn der Beobachtungen ganz gefehlt hatten.

Diese Beobachtung, die ein glückliches Erfassen des rechten Zeitpunktes und viel Geduld erfordert, zu wiederholen, ist mir nicht gelungen. Über eine etwas andersartige Entstehung ähnlicher Fadenbildungen im Mäuseblut werde ich weiter unten berichten.

Die ersten und auffallendsten dieser Befunde wurden am Blute kranker Hühner und bei Verdünnung mit 0,85% Chlornatriumlösung erhoben. Bald zeigte sich, dass auch am Blut ganz gesunder Tiere und ohne jeden Zusatz dieselben Fädchen, wenn auch im unverdünnten Blut meist nur in geringer Anzahl, auftreten. Es gelang mir aber nicht, die Bedingungen für das Auftreten des Phänomens zu beherrschen: bei anscheinend ganz gleichem Verfahren fanden sich zuweilen Massen, meist nur wenige dieser Gebilde und einige Male, auch bei wiederholter Untersuchung einzelner Hühner wurden sie ganz vermisst. Ja in demselben, durch Auffangen des Bluttröpfchens in einem Tröpfchen Kochsalzlösung bereiteten Präparat habe ich zuweilen in einigen Partien zahlreiche, in anderen gar keine dieser Fädchen gefunden[1]).

Ich habe keinen Bericht eines früheren Beobachters gefunden, der mir gleichartige Erscheinungen, wie die eben beschriebenen, wiederzugeben schien. Sucht man aber Beziehungen zu wenigstens ähnlichen Tatsachen, so wird man zunächst an die Fibringerinnung, dann an die durch die verschiedensten Agentien hervorgerufenen Abschnürungen an roten Blutkörperchen und in letzter Linie an die von Gaule (8) beobachtete Auswanderung von lebhaft eigenbeweglichen „Würmchen" aus den Erythrozyten des Frosches erinnert.

1) Ich habe darauf verzichtet, diese Beobachtungen durch eine Abbildung darzustellen; denn als das eigentlich charakteristische dieser Fädchen erscheint mir ihre Beweglichkeit und ihre außerordentliche Zartheit; und da die erstere Eigentümlichkeit gar nicht, die zweite nur sehr unvollkommen in einer Zeichnung sich wiedergeben lässt, so würde diese doch nur eine schematische Andeutung des mikroskopischen Bildes sein. Eine solche erschien aber bei der großen Einfachheit des Darzustellenden als überflüssig. Eine Mikrophotographie endlich ist schon durch die Beweglichkeit ausgeschlossen.

Zunächst können wir diese letzte Beziehung ausschließen: denn eine solch lebhafte Eigenbewegung, wie sie für die Gaule'schen Würmchen charakteristisch erscheint, fehlt den Fädchen vollkommen.

Die Analogie zu den an zweiter Stelle genannten Erscheinungen geht dagegen schon aus den obenstehenden Beobachtungen hervor. Unter den Agentien, die Abschnürungen von Kugeln und Fäden an roten Blutkörperchen hervorrufen können, stehen die Erhitzung auf etwa 53° (Beale 6, Max Schultze 23) unter den physikalischen und der Harnstoff unter den chemischen Mitteln obenan. Die Schilderungen von Beale und Max Schultze, von denen letzterer auch Hühnerblut untersucht hat, sind in manchem der eben wiedergegebenen Beobachtung recht ähnlich, aber beide sprechen doch nie von ganz glatten Fäden. Und M. Schultze gibt besonders an, dass bei längerer Beobachtung die Fäden sich wieder zu Kugeln, die frei oder nur noch durch dünnste Stielchen untereinander oder mit dem Rest des Blutkörperchens verbunden sind, abrunden. Etwas Derartiges habe ich in meinen Präparaten nie beobachten können. Auch konnte ich durch Erhitzung von verdünntem Hühnerblut auf 50°—60° durchaus nicht die Fadenbildung befördern und überhaupt keine Abschnürungen von Erythrozytensubstanz herbeiführen. Dagegen trat Fadenbildung ein in Präparaten, die seit der Anfertigung im ziemlich kühlen Zimmer unberührt gelegen hatten.

Durch den Zusatz eines Harnstoffkristalls zu unverdünntem Hühnerblut konnte ich, neben rascher Schattenbildung und Verwandlung gefärbt bleibender Erythrozyten in Kugeln, die Abschnürung verschieden großer, meist kugeliger Teilchen von den Polenden der Erythrozyten hervorrufen, die öfters durch wirklich kaum mehr erkennbare Fädchen noch an dem Ursprungsort befestigt erschienen; in solch einem Präparat sah ich auch an einzelnen der wie „angenagten" Erythrozyten längere zarte, fluktuierende Fäden nach wenigen Minuten auftreten, die sich nur dadurch, dass auch sie einige kleine Anschwellungen aufwiesen, von den typischen Fädchen unterschieden; bei längerer Einwirkung des Harnstoffes waren aber diese Bilder wieder geschwunden und zwar die Schattenbildung und Quellung viel weiter verbreitet als vorher, aber keine Fadenbildung mehr eingetreten.

Das Auffangen des Blutes in Harnstofflösungen (1% u. 2%) führte alle roten Blutkörperchen schnell in Schatten über, ohne Abschnürungen zu verursachen, und annähernd isotonische Harnstoffkochsalzlösungen hatten gar keinen anderen Einfluss als reine Kochsalzlösungen.

Wenn man die oben angeführten vereinzelten Beobachtungen als beweisend dafür ansehen will, dass die Fädchen aus der Substanz der roten Blutkörperchen stammen, so ist damit schon eine Beziehung zu der Fibringerinnung im engeren Sinne ausgeschlossen.

da ja die Beteiligung der roten Blutkörperchen bei der extravaskulären Blutgerinnung zuverlässig ausgeschlossen ist. Da aber die Beziehungen zwischen intravaskulärer Thrombose und extravaskulärer Blutgerinnung und die Rolle, die bei der ersteren den Erythrozyten zukommt, auch noch ein Gegenstand der Diskussion sind, habe ich auch auf etwaige Beziehungen der Fadenbildung zur Gerinnung geachtet.

Eine richtige Gerinnung konnte ich in meinen Präparaten, auch in denen unverdünnten Blutes, nie beobachten. Nach den histiologischen Untersuchungen über Fibrinbildung in Exsudaten, insbesondere von Hauser [9], ist anzunehmen, dass das Fibrin häufig zunächst in Gestalt feinster Körnchen ausflockt, die sich dann erst zu Fäden und Netzen zusammenfügen. Man kann nun unter den im ersten Abschnitt geschilderten eben sichtbaren Körnchen solche Fibrinteilchen vermuten. Die Fäden, die uns hier interessieren, aber zeigen in ihrer typischen Form durchaus glatten Kontur und nichts, was auf einen Aufbau aus Körnchen hindeutet.

Da es sich hier um so außerordentlich feine, nur schwer zu beobachtende Gebilde handelt, so ist es sehr wertvoll, dass die Untersuchung mit dem Ultramikroskop diesen Befund bekräftigt. Es liegt nämlich im Wesen der Abbildung in Beugungsscheibchen, dass alle Ungleichmäßigkeiten der Struktur und Unregelmäßigkeiten der Umrisse gleichsam in übertriebenem Maße sich geltend machen. So erscheinen die Leukozyten wegen der in ihnen enthaltenen Granula im ultramikroskopischen Bild als ein Haufen leuchtender Körperchen, der überhaupt von keinem gemeinsamen Kontur mehr umschlossen ist. Normale rote Blutkörperchen zeigen einen glatten Kontur; Maulbeer- und Stechapfelformen in Säugerblut aber zeigen ein verwirrendes System sich gegenseitig unterbrechender, heller und dunkler Konturlinien.

Fäden, die irgendwelche Unregelmäßigkeiten in der Dicke oder auch nur Schraubenwindungen zeigen, erscheinen im Dunkelfeld zusammengesetzt aus einzelnen, mit leuchtendem Kontur rings umgebenen Abschnitten. Die Fäden nun, die uns jetzt beschäftigen, zeigen bei Dunkelfeldbeleuchtung einen zarten, lichtschwachen und in der Regel ganz glatten, ununterbrochenen Kontur, so dass wir zuverlässig auf ihre gleichmäßige Struktur schließen können[1]).

1) Aus dem mehr oder weniger deutlichen doppelten Kontur eines Gebildes im ultramikroskopischen Bild kann man nur auf die Gleichmäßigkeit seiner Oberfläche und seines optischen Baues, nicht aber etwa auf das Vorhandensein oder Fehlen einer Grenzmembran schließen, denn es liegt im Wesen der Abbildung durch Diffraktion, dass jeder abgebildete Körper umgeben erscheint von hellen und dunkeln Zonen; bei sehr hellen (stark das Licht zerstreuenden und großen) Objekten kann man leicht eine größere Zahl solcher Zonen erkennen. Man darf also nicht aus dem „doppelt konturierten" ultramikroskopischen Bild einen Schluss ziehen auf das Vorhanden-

Eine zweite Eigentümlichkeit des Fibrins ist es, dass seine Fäden meist sich zu Netzen verbinden. Eine derartige Verbindung habe ich an diesen flexilen Fädchen, auch wenn sie zahlreich vorhanden waren, nie beobachten können; außerordentlich selten waren auch Bilder, die auf eine dichotomische Verzweigung oder seitliches Anhaften eines zweiten Fadens sich deuten ließen.

Eine dritte Eigentümlichkeit der im Gewebe frisch gebildeten Fibrinfäden ist, dass sie besonders häufig von Leukozyten in größerer Zahl ausstrahlen. In den Hühnerblutpräparaten finden sich nun in spärlicher Zahl auch farblose Rundzellen, die zuweilen mit einer größeren Fadenzahl besetzt erschienen, als den Erythrozyten zukam. Es sind das etwa 5 μ im Durchmesser zählende Zellen, die keine deutliche Struktur zeigen und die ich glaube mit „kleinen Lymphozyten" identifizieren zu dürfen, die sich in gefärbten Blutausstrichen in entsprechender Zahl und Größe finden: dort sind es nämlich Rundzellen mit einem verhältnismäßig großen, blassen Kern und schmalem basophilen Protoplasmasaum, der auffallenderweise meist einen unregelmäßigen, mit kleinen Fortsätzchen besetzten Kontur besitzt (Mosso 18, S. 246 hat ähnliches im Vogelblut gesehen).

In Präparaten nun, die überhaupt die Fadenbildung zeigen, erscheinen diese Zellen umgeben von einem Strahlenkranz sehr zarter, flottierender Fädchen und häufig auch noch von kleinen freitanzenden Granula. Die Fädchen selber erschienen zuweilen aus zarten Körnchen zusammengesetzt, doch habe ich auch ebenso glatte, wie die an den Erythrozyten haftenden, unter ihnen beobachtet. Eine Verbindung zu Netzen habe ich auch an diesen von farblosen Blutzellen ausgehenden Fädchen nie bemerkt.

Ich habe auch versucht, Präparate mit den typischen Fädchen in Trockenpräparate zu verwandeln und zu färben. Dies ist aber nie geglückt und besonders fand sich kein nach Weigert färbbares Fibrin auf den betreffenden Gläschen. Dies negative Ergebnis ist aber von nur geringer Bedeutung, weil nach den Erfahrungen von Arnold's Schülern es überhaupt nur sehr selten gelingt, unter dem Mikroskop ausgeschiedenes Fibrin typisch zu färben (19).

Endlich habe ich versucht, zu den Kochsalzlösungen solche Substanzen zuzusetzen, die erfahrungsgemäß die Fibringerinnung verhindern. In erster Linie verwendete ich Ammoniumoxalat. Dieses ist für die Erythrozyten durchaus nicht indifferent: auch wenn man es in Lösungen verwendet, die der 0,85% Chlornatriumlösung äquimolekular sind, verwandelt es bald die roten Blutkörperchen teils in Schatten, teils in Kugeln mit flüssigem, wenn auch noch

sein einer Membran, wie das Raehlmann (22) bezüglich der Erythrozyten und Herxheimer (12) und ihm folgend Curt Thesing (30) bezüglich der Spirochaeta pallida getan haben.

hämoglobinhaltigem Inhalt. Ich habe Lösungen verschiedener Konzentration verwendet, die aus neun Teilen einer (0,5—1,0%) Chlornatriumlösung und einem Teil einer äquimolekularen Ammonoxalatlösung gemischt waren. Die schädigende Wirkung des Oxalats auf die Erythrozyten zeigt sich dann in geringerem Maße; die Fadenbildung wird jedenfalls durch diesen Zusatz nicht völlig verhindert. Ebenso nicht in einer Lösung von 1% Pepton und $^1/_2$% Kochsalz, die sich als ein auffallend indifferentes Verdünnungsmittel für Hühnerblut erwies. Bei der Launenhaftigkeit, die das Auftreten der Fädchen immer zeigte, ist aber ein bestimmtes Urteil über den Einfluss solcher Lösungen schwer zu fällen.

Ich habe wiederholt von „typischen Fädchen" gesprochen, worunter ich solche verstehe, denen alle folgende Eigenschaften zukommen: große Zartheit, d. h. geringe Lichtbrechung und allerhöchstens $^1/_2$ μ Dicke, glatter Kontur und Flexilität. Es darf nicht verschwiegen werden, dass mir bei dem Suchen nach solchen Bildungen unter verschiedenen Bedingungen auch öfters Formen aufgestoßen sind, die in dem einen oder andern Punkt abwichen, die ich aber doch den meist in den betreffenden Präparaten spärlich vorhandenen typischen Fädchen allzu ähnlich fand, um sie durchaus als verschieden von diesen zu trennen.

Das sind also erstens zarteste flexile Fädchen, die aber etwas unregelmäßig gebaut oder richtig aus Körnchen zusammengesetzt erschienen. Ich habe sie schon als Ausläufer farbloser Blutzellen genannt; auch frei im Serum fanden sie sich zuweilen, nie in größerer Zahl, und nur selten Erythrozyten angeheftet.

Und zweitens sind das solche Gebilde, die gleichmäßig gebaut, jedoch etwas dicker als die Fädchen erschienen und vor allem steif: sie fanden sich neben flexilen längeren Fäden zuweilen frei flottierend als etwa 3 μ lange, an den abgerundeten Enden merklich verdickte Stäbchen. Ebensolche Gebilde waren auch öfters Erythrozyten angeheftet oder erschienen als unzweifelhafte Ausflüsse aus deren Kontur.

Nicht so selten sieht man Erythrozyten an einem Pol rüsselartig in die Länge gezogen, was vermutlich auf mechanische Wirkungen bei der Ausbreitung der Präparate zurückzuführen ist, und diese Fortsätze können kontinuierlich oder auch mit einer zartesten Abgrenzung ebensowohl in lange flexile Fäden als auch in steife farblose Borsten ausgehen. Selten nur habe ich eine Bildung bemerkt, wie sie Meves erwähnt (17), nämlich dass an einem Polende zwei kurze und anscheinend steife Fortsätzchen in einem Winkel zueinander an nah benachbarten Punkten entspringen.

In fixierten und gefärbten dünnen Ausstrichen von Hühnerblut finden sich hie und da den letztgenannten Formen entsprechende Fortsätzchen an den Erythrozyten, die sich im Farbenton genau

wie die Erythrozytenleiber verhalten. Lange, zarteste Fäden habe ich nie in solchen Präparaten gefunden; sie sind ja dort auch nicht zu erwarten, da sie sich in den feuchten Präparaten immer erst nach einiger Zeit zu bilden beginnen.

IV. Fadenbildungen im Säugetierblut.

Es blieb noch zu untersuchen, ob nicht an andern Blutarten unter genau den gleichen Bedingungen sich ähnliches beobachten ließe, wie im Hühnerblut.

An Menschenblut habe ich durchaus nichts Ähnliches bemerken können. Dagegen lassen sich an den roten Blutkörperchen des Kaninchens und der Maus leicht geißelartige Fortsätzchen zur Erscheinung bringen, die jedenfalls einige Vergleichspunkte bieten. Dieselben sind nicht unbekannt und werden insbesondere in den Abhandlungen Arnold's und seiner Schüler als „zilienartige Fortsätzchen" beschrieben Es scheint mir aber doch nicht genügend bekannt, dass sie sich an manchen Blutarten ziemlich leicht, an anderen aber unter denselben Bedingungen anscheinend gar nicht darstellen lassen.

Wenn man Kaninchenblut in leicht hypertonischen Kochsalzlösungen (0,9—1,0%) auffängt, so findet man dort, wo das Blutströpfchen weniger verdünnt ist, mehr oder weniger gut erhaltene bikonkave Scheiben, verbogene und gebuckelte Formen und „Maulbeerformen", am Rande aber, wo die reine Kochsalzlösung eingewirkt hat, findet man nur „Stechapfelformen", d. h. regelmäßige Kugeln, die mit zahlreichen, ziemlich regelmäßig verteilten und fast gleichlangen allerfeinsten Fortsätzchen besetzt sind. Untersucht man solche Präparate einige Zeit später oder erst am folgenden Tag, so findet man meist, dass einige, zuweilen viele dieser Fortsätzchen in allerfeinste, geißelartig schwingende Fädchen ausgehen, die den Durchmesser der Erythrozytenkugeln, an denen sie haften, in ihrer Länge übertreffen können. Sie erscheinen immer in lebhafter Bewegung und wie aus feinsten Körnchen zusammengesetzt. Auch in 0,85% Kochsalzlösung findet man einzelne solcher Stechapfelformen mit Geißeln. In schwach-hypotonischen Lösungen entstehen an den Stellen, an denen das Blut am stärksten verdünnt ist, ebenfalls „Stechapfelformen", wenn auch mit wesentlich größerem Durchmesser der Kugel; hier sind aber geißelartige Verlängerungen der Fortsätzchen nicht oder nur selten vorhanden.

Ebensolche Stechapfelformen und bewegliche Fortsätzchen können sich in geringer Zahl auch finden, wenn Kaninchenblut ohne Zusatz in ganz dünner Schicht untersucht wird. Unter ähnlichen Umständen, aber auch unter der Einwirkung 10% Jodkalilösung sind sie von Arnold und seinen Schülern gesehen worden (3, 4, 5, 19). An Menschenblut sieht man unter den gleichen Be-

dingungen ganz entsprechende Stechapfelformen, mit sehr feinen kurzen Fortsätzchen, nie aber konnte ich eine bewegliche geißelartige Verlängerung dieser Fortsätzchen auffinden. Dagegen sah ich in verdünntem Mäuseblut zuweilen ähnliche Bilder wie im Kaninchenblut.

In Präparaten von Mäuseblut ohne weiteren Zusatz habe ich dagegen wiederholt Fäden gefunden, die durch ihren ganz glatten Kontur den im Hühnerblut auftretenden viel ähnlicher waren als die eben beschriebenen; sie finden sich frei oder auch Erythrozyten angeheftet, dann aber immer nur einzeln und an scheibenförmigen Blutkörperchen, die häufig sonst ganz glatten Kontur haben, ganz unvermittelt entspringend. Zuweilen sieht man solche Fädchen ganz gerade und starr ausgestreckt, und dann, falls mehrere im Gesichtsfeld sind, einander parallel; wenn leichte Strömungen vorhanden sind oder durch Druck auf das Deckglas erzeugt werden, kann man erkennen, dass das Ende des Fadens am Deckglas haftet und das Blutkörperchen gleichsam vor ihm vor Anker liegt. Einigemale löste sich dabei ein solcher Faden vom Deckglas: sogleich sieht man das Blutkörperchen langsam davonschwimmen und den Faden in pendelndwellenförmigen Bewegungen flottieren, wie sie auch für die Fädchen des Hühnerblutes charakteristisch sind. Ein Zerreissen der Fäden, oder Ablösen derselben von den Erythrozyten habe ich nicht beobachtet, doch darf man wohl annehmen, dass die wenigen freien, die sich finden, auf diese Weise entstanden sind.

V. Versuch einer Erklärung der Fadenbildung im Hühnerblut und Erörterung des Baues der Erythrozyten.

Es sind oben die Versuche wiedergegeben, eine etwaige Beziehung der Fadenbildung zur Fibrinbildung festzustellen, die jedenfalls kein positives Ergebnis hatten. Ich will hier unerörtert lassen, ob die geißelnden feinkörnigen Fädchen an den stechapfelförmigen Nagerblutkörperchen möglicherweise Fibrinfädchen darstellen, die durch Apposition des Fibrins an die vorgebildeten Spitzchen entstanden seien. Arnold, der diese zilienähnlichen Fortsätzchen zuerst beschrieben hat, nimmt zwar an, dass sie zur Fibrinbildung in Beziehung stehen, lässt sie aber aus den Blutkörperchen entstehen. Für die gleichmäßig gebauten, glatt konturierten Fäden des Hühner- und Mäuseblutes erschiene die obenstehende Deutung äußerst unwahrscheinlich, auch wenn es mir nicht möglich gewesen wäre, ihre Entstehung aus der Substanz der Erythrozyten bei den Hühnern zu beobachten.

So leiten diese Beobachtungen uns mitten hinein in die Erörterungen über den Bau und die Bestandteile der roten Blutkörperchen, die durch Albrecht (1) und Weidenreich (31, 32)

in den letzten Jahren wieder in Schwung gebracht sind. Sie vertreten die alte Meinung, dass die Erythrozyten aus einem halbflüssigen, das Hämoglobin enthaltenden Inhalt, dem Endosoma und einer Hülle, einer Membran beständen. Nur wollen sie diese Hülle nicht als eine feste, elastische Haut, sondern ebenfalls als eine zähflüssige, weder mit dem Plasma noch mit dem Endosoma mischbare Substanz auffassen. Mit dieser Annahme lassen sich die als Gegenbeweise gegen die ältere Membrantheorie angeführten tropfenartigen Abschnürungen und Verschmelzungen hämoglobinhaltiger Blutkörperchenteile erklären. Weidenreich dehnt diese Annahmen auch ausdrücklich auf die kernhaltigen Erythrozyten der Amphibien und Vögel aus und widerspricht der Anschauung von Meves, dass diese eine besondere Grenzschicht nur als Kunstprodukt, als eine Niederschlagsmembran, die bei der Einwirkung einer veränderten Umgebungsflüssigkeit auf die zähflüssige Substanz des Blutkörperchens entstehe, besäßen (15). Dagegen hat er sich neuerdings überzeugt, dass den Blutkörperchen der Amphibien der zuerst von M. Heidenhain beobachtete, von Dehler (7) bei Hühnerembryonen und von Meves (15) bei den Amphibien nachgewiesene Randreif als ein besonderer Strukturteil zukomme.

Meves hat nun (17) darauf hingewiesen, dass im Blut des Feuersalamanders, besonders wenn die Erythrozyten durch eine hypertonische Salzlösung geschädigt sind, sich an manchen Erythrozyten in der Nähe der Pole heraustretende Fortsätze finden, die er als vorstehende Bruchstücke des zerrissenen elastischen Randreifens deutet. Ich habe oben erwähnt, dass ich sehr selten ähnliche Bilder in meinen Präparaten gesehen habe (S. 322). Es erhebt sich die Frage, ob die flexilen Fäden im Hühnerblut austretende Randreifen oder Teile desselben darstellen könnten? Ich glaube das aus verschiedenen Gründen ausschließen zu können: erstlich zeigen sie eine solche Flexilität, wie sie sich mit der Funktion eines Randreifens, der die elliptisch scheibenförmige Gestalt der Blutkörperchen bedingen soll, wohl kaum vereinigen ließe. Zweitens kann man nicht beobachten, dass bei ihrem Heraustreten diese Gestalt wesentlich verändert würde, wenn auch die betreffenden Erythrozyten meist kleine Unregelmäßigkeiten des Konturs zeigen. Drittens wäre das Vorkommen mehrfacher Fäden an einem Blutkörperchen und vor allem das Entspringen von der Fläche in der Nähe des Kerns, das ich einige Male beobachten konnte, mit dieser Annahme unvereinbar und wir müssten solche Bilder erklären mit der Hilfsannahme, dass diese Fäden nachträglich an den betreffenden Stellen der Erythrozyten haften geblieben wären, während sonst nichts für eine solche Klebrigkeit der Fäden spricht.

Andere fadenartige Strukturteile, aus denen wir diese Fäden als vorgebildet ableiten könnten, sind nach der Anschauung der

angeführten Autoren und nach meiner eigenen Auffassung in den Erythrozyten nicht vorhanden. Ich will hier bemerken, dass ich die Beobachtung Weidenreich's (31, 32) über das Auskristallisieren von Hämoglobin innerhalb von Erythrozyten für Hühnerblut bestätigen kann. Ich fand gelegentlich in einem mit 1% Chlornatriumlösung verdünnten Blutpräparat neben leicht zerschrumpften, sonst aber wohlerhaltenen Erythrozyten Schatten, in denen der gesamte gefärbte Inhalt in Gestalt von rhomboidalen Kristallen ausgeschieden war: zuweilen lag nur ein solcher Kristall zwischen dem Kern und dem einen Pol des Schattens, anscheinend mit seinen Flächen etwas dem engen Raume angepasst; öfters fanden sich zwei oder drei kleinere, deutlich gefärbte Kristalle in dem Raum zwischen Kern und Kontur und endlich auch zahlreiche kleinere Kristalle, diesen ganzen Raum erfüllend. Bemerkenswert erscheint mir, dass dabei die zentrale Lage des Kerns und der glatte, übrigens ganz blasse Kontur des Schattens keinerlei Störungen aufwiesen: die Kristalle waren augenscheinlich in einem freien Raum zwischen beiden zur Abscheidung gelangt. Dabei erschien der Umriss dieser Schatten, wie in der Regel bei den Schatten von Hühnererythrozyten, etwas kleiner und vor allem rundlicher als der der farbigen Blutkörperchen: die lange Achse der Ellipse ist wesentlich kürzer, die kurze verhältnismäßig länger als bei diesen. Solche Bilder machten mir wie Weidenreich den Eindruck eines wichtigen Beweisstückes gegen die Annahme irgendeines Gerüstes, das sich zwischen dem Kern und der Oberfläche dieser Blutkörperchen ausspannen sollte. Denn wenn es, wie man weiter annehmen müsste, in diesen Fällen zerstört wäre, so müsste man doch irgend welche Veränderungen in der Lage des Kerns oder dem Verlauf des Konturs erwarten.

Ich glaube also, dass die Fäden in den Erythrozyten nicht vorgebildet sind, sondern erst bei ihrem Heraustreten aus den letzteren gebildet werden. Ich möchte die näheren Bedingungen dieses Vorganges zunächst bei der Fadenbildung im Mäuseblut betrachten, weil sie dort klarer liegen als beim Hühnerblut.

Oben S. 324 habe ich eine durchaus objektive Beschreibung meiner Beobachtung gegeben: nun möchte ich das Wesentliche derselben zu der Schilderung des höchst wahrscheinlichen Verlaufes, den ich in seinen Anfangsstadien freilich nicht verfolgt habe, zusammenstellen. Bei der Ausbreitung des unverdünnten Mäuseblutes zwischen Objektträger und Deckglas bleiben einige rote Blutkörperchen mit einem kleinsten Teilchen ihrer gewölbten Oberfläche am Deckglas kleben; durch Strömungen werden sie von dieser Stelle fortgezerrt und nun spinnt sich an dieser Stelle ein dünner Faden aus ihrer Substanz heraus. Dieser Faden hat eine ziemlich große Festigkeit gegen Zug, während er doch flexil ist: er verhält sich also wie ein Gespinstfaden; wird er abgelöst und seine Längs-

spannung aufgehoben, so verändert er seine Gestalt nicht mehr, sondern flottiert wie ein Gespinstfaden.

Aus diesem sich aufdrängenden Vergleich mit einem „Gespinstfaden" ergibt sich nun auch die Vorstellung, die man sich meiner Überzeugung nach von seiner Entstehung machen muss. Nur wenn eine zähflüssige Masse ausgezogen wird und im Ausziehen erstarrt, wie es bei der Bildung des Kokonfadens der Seidenraupe, oder bei dem Spinngewebe der Spinne der Fall ist, können solche ganz glatt konturierte, zugfeste, nicht merklich elastische, flexile Fäden entstehen.

Ich glaube also, dass ein zähflüssiger Bestandteil der Mäusebluterythrozyten das Bildungsmaterial dieser Fäden darstellt und dass er im Moment des Herausziehens, also bei der Berührung mit dem Blutplasma erstarrt: dies letztere können wir uns durch die Bildung einer Niederschlagsmembran erklären, wie sie ja mit guten Gründen an der Grenze von Zellplasma und umgebender Flüssigkeit schon oft angenommen worden ist. Dann müssen wir aber weiter annehmen, dass auch das ganze Blutkörperchen schon vorher von einer solchen minimalen Niederschlagsmembran umhüllt war, wie es viele Autoren aus theoretischen, physikalisch-chemischen Gründen schon getan haben. Der Vorgang wäre also der, dass dieses Niederschlagshäutchen am Glase kleben bleibt, an der betreffenden Stelle herausgezerrt wird, in diese so entstandene Lücke zähflüssige Masse nachfließt, oberflächlich erstarrt, weiter herausgezerrt wird und so der Faden herausgesponnen wird. Dabei haben wir uns dieses das Blutkörperchen einhüllende Häutchen als kaum elastisch vorzustellen: denn wäre es elastisch, dann müsste sich der Zug über eine größere Fläche ausbreiten, es würde zu einer Formveränderung des Körperchens kommen, der der Inhalt desselben, wie wir wissen, keinen Widerstand entgegensetzen würde, zu dem Ausziehen eines Zipfels, aber nicht zu dem Ausspinnen des Fädchens.

Die Fädchen in den Hühnerblutpräparaten sind den eben besprochenen des Mäuseblutes so ähnlich, dass ich annehme, dass sie ebenfalls durch das Austreten und gleichzeitige Erstarren einer zähflüssigen Masse entstanden seien. Aber ich kann nach den oben wiedergegebenen Beobachtungen nicht annehmen, dass sie ebenfalls durch äußerlich angreifende Kräfte herausgesponnen werden. Sondern ich muss vermuten, dass hier die zähflüssige Masse durch eine winzige in der Niederschlagsmembran entstandene Lücke herausgepresst wird. Welcher Art die Spannung ist, die beides bewirkt, kann ich nicht angeben, es ist vielleicht die Schrumpfung, da die betreffenden Blutkörperchen ja meist einige Buckel, besonders an den Polenden zeigen und die Fäden auch aus solchen Buckeln heraustreten oder ihnen angeheftet erscheinen. Dieser Umstand und die Bevorzugung der Polenden stützen auch diese Vermutung.

denn an diesen Stellen, wo die Krümmungsspannung am größten ist, muss auch am ehesten ein Zerreissen des Niederschlagshäutchens erfolgen.

Oben ist angeführt, dass Meves sich vorstellt, die Amphibien- und Vogelblutkörperchen seien nur in Berührung mit differenten Flüssigkeiten von einem Niederschlagshäutchen, einer Crusta begrenzt, Weidenreich dagegen, sie besäßen eine Hüllschicht, die identisch sei mit dem Stroma und aus Eiweißsubstanzen einerseits und Lezithin und diesem ähnlichen lipoiden Körpern andererseits zusammengesetzt sei (35, 21). Ich habe mich schon für die Annahme einer Niederschlagsmembran entschieden: die Frage ist nun, ob diese Annahme genügt, oder ob wir außerdem noch die Hüllschicht im Sinne Weidenreich's annehmen wollen. Im ersten Falle müssen wir die zähflüssige Substanz, die austretend und erstarrend die Fädchen bildet, mit der hämoglobinhaltigen Hauptsubstanz der Erythrozyten identifizieren, im letzteren Fall können wir sie aus der Hüllschicht ableiten.

Ich glaube nun, dass die erstere, einfachere Annahme zu Widersprüchen führt. Wir wissen, dass das Hämoglobin in Kochsalzlösungen vollkommen löslich ist, dass es unter den verschiedensten Umständen leicht in Lösung geht. Hier aber hätten wir nach einer Durchbrechung des Niederschlagshäutchens, nach unserer Hypothese der einzigen Membran, nicht Lösung des Hämoglobins, Schattenbildung, sondern das Blutkörperchen bleibt farbig und eine im Plasma oder der Kochsalzlösung unlösliche, erstarrende Masse tritt aus.

Die andere Annahme aber, dass die austretende Masse ein Teil der zähflüssigen Hülle im Sinne Weidenreich's sei, erklärt das Nötige, denn das Stroma der roten Blutkörperchen ist ja in wässrigen Lösungen unlöslich. Durch welcherlei Kraft nun aber diese zähflüssige Masse hervorgetrieben wird, darüber vermag ich nichts auszusagen.

Weidenreich (31) spricht sich über den Zustand der Hüllschicht nicht ganz entschieden aus. Er braucht wiederholt den Vergleich mit einem Gummiball, also mit einer festen elastischen Membran, z. B. um die Dellenformen der Erythrozyten zu erklären; an anderen Stellen zieht er als Beweis für die Existenz der Membran Faltenbildungen und Risse in derselben an, die auch nur bei einer festen Membran vorkommen können; die Haupteinwände der Membrangegner aber weist er ab mit der Annahme einer zähflüssigen Membran. Dass er den flüssigen Aggregatzustand nicht für den normalen ansieht, geht freilich daraus hervor, dass er von einer vermutlichen Verflüssigung der Membran durch die Wärme spricht, aber eine genauere Beschreibung der Membran unter normalen Verhältnissen gibt er nicht. Ich glaube nun, dass wir mit der Annahme einer zähflüssigen

Hülle, die sich gegen das Blutplasma durch ein Niederschlagshäutchen abgrenzt, allen Anforderungen an die Membran der Erythrozyten gerecht werden können; Runzeln kann das feste Niederschlagshäutchen bilden, größere Risse müssen als solche bestehen bleiben, wenn sie selbst rasch durch frische Niederschlagsmembranen begrenzt werden. In den Fällen, in denen Weidenreich von einer Verflüssigung der Membran spricht, nehmen wir eine Auflösung des Niederschlagshäutchens an: es stimmt mit anderen Erfahrungen überein, dass diese sowohl durch physikalische Einwirkungen, wie die Erhitzung, wie durch chemische Stoffe, Harnstoff z. B., herbeigeführt werden kann. Bei einer solchen Verflüssigung, die eine Lösung des Häutchens in der einen oder der andern der beiden Flüssigkeiten, die es begrenzt, darstellt, müssen naturgemäß wesentliche Änderungen auch in der Oberflächenspannung entstehen und, wenn sie nicht an der ganzen Oberfläche gleichmäßig eintreten, zu reißenden Strömungen und damit zu Bewegungsvorgängen, Ausfließen und Abschnürungen, sowohl der Hüllsubstanz als auch des Endosoma führen können, wie dies Bütschli und neuerdings M. Heidenhain (10) ausgeführt haben. So scheinen mir z. B. auch die oben angeführten Unterschiede in der Wirkung des Harnstoffs, je nachdem er konzentriert und ungleichmäßig oder als Lösung zur Wirkung gelangt, verständlich.

So glaube ich also, Weidenreich's Annahmen über die Struktur der Erythrozyten im wesentlichen bestätigen zu können.

Auf die von ihm aufgeworfene Frage über die normale Form der Säugererythrozyten habe ich keinen Anlass ausführlicher einzugehen; doch möchte ich bemerken, dass ich in den ohne Zusatz gefertigten Präparaten von Menschen-, Kaninchen- und Mäuseblut sehr mannigfaltige Formen der Erythrozyten, in großer Zahl auch die von Weidenreich für die normalen erklärten einfach eingedellten Napfformen gesehen habe.

Ergebnisse.

1. Im normalen unveränderten Hühnerblut finden sich Blutstäubchen nur in geringer Zahl. In größerer oder sehr großer Menge treten aber submikroskopische Teilchen jedesmal auf, wenn das Hühnerblut in vitro mit Salzlösungen verdünnt oder die Blutkörperchen irgendwie geschädigt werden.

2. In Hühnerblutpräparaten sieht man, zuweilen in großer Zahl, unter nicht festzustellenden Bedingungen zarteste, glatte, flexile Fädchen aus den Erythrozyten entstehen.

3. Im Mäuseblut kann man zuweilen gleichartige Fädchen finden, die augenscheinlich durch Zug aus der Oberfläche der Erythrozyten herausgesponnen sind. Vermutlich entstehen sie, analog einem

Kokonfaden, durch Ausziehen und Erstarren einer zähflüssigen Substanz.

4. Die Fadenbildung im Hühnerblut ist dementsprechend zu erklären, nur muss hier eine in den Blutkörperchen wirkende Kraft die Fäden vortreiben.

5. In Übereinstimmung mit Weidenreich's Ausführungen ist anzunehmen, dass die reifen Erythrozyten des Huhnes bestehen: aus dem Kern, dem hämoglobinhaltigen, wasserlöslichen Endosoma und der wasserunlöslichen Hüllschicht; letztere ist vermutlich zähflüssig, aber nach außen durch ein Niederschlagshäutchen begrenzt. Aus ihrer Substanz sind die Fadenbildungen abzuleiten. Für oder gegen das Bestehen des Randreifens ist aus den vorstehenden Beobachtungen nichts abzuleiten, sonstige Strukturen in den roten Blutkörperchen des Huhnes sind aber nicht anzunehmen.

Literatur.

1. E. Albrecht, Neue Beiträge zur Pathologie der Zelle. Verhandlungen der deutschen patholog. Ges. zu Karlsbad 1902, S. 7.
2. J. Arnold, Zur Technik der Blutuntersuchung. Zentrallblatt f. allgem. Pathol. u. s. w. 7. Bd., 1896, S. 705.
3. Ders., Zur Biologie der roten Blutkörperchen. Münch. Med. Wschr. 1896, S. 417.
4. Ders., Zur Morphologie u. Biologie der roten Blutkörperchen. Virchow's Archiv 145. Bd. 1896.
5. Ders., Über die Herkunft der Blutplättchen. Zentralbl. f. allgem. Pathol. u. s. w. 8. Bd., 1897, S. 289.
6. Lionel S. Beale, Observations upon the nature of the red blood-corpuscles. Transact. of the microscop. soc. of London, vol. XII, 1864, S 32.
7. Adolf Dehler, Beitrag zur Kenntnis u. s. w. Archiv f. mikroskop. Anatomie 46. Bd., 1895, S. 414.
8. J. Gaule, Über Würmchen, welche aus Froschblutkörperchen u. s. w. du Bois-Reymond's Arch. f. Physiologie 1880, S. 56 u. 1881, S. 297.
9. G. Hauser, Über die Entstehung des fibrinösen Infiltrates bei der kroupösen Pneumonie. Ziegler's Beiträge zur allgem. Pathologie u. s. w. 15. Bd., 1894, S. 534.
10. Martin Heidenhain, Die allgemeine Ableitung der Oberflächenkräfte u. s. w. Anatomische Hefte 26. Bd., 1904, S. 197.
11. Ders., Über die Oberflächenkraft als Ursache der sogen. Geldrollenform. Folia haematol., I. Jahrg., 1904.
12. K. Herxheimer. Münch. mediz. Wschr. 1905, S. 1861.
13. Max Kahane, Über das Vorkommen lebender Parasiten u. s. w. Zentralbl. für Bakter. 1894, 15. Bd. u. Zentralbl. für allgem. Patholog. u. s. w. 1895, 6. Bd.
14. Löffler u. Frosch, Bericht der Kommission zur Erforschung der Maul- und Klauenseuche. Zentralbl. f. Bakter. I. Abt., 23. Bd., 1898.
15. Friedr. Meves, Zur Struktur der roten Blutkörperchen bei Amphibien und Säugetieren. Anatom. Anzeiger 23. Bd., 1903, S. 212.

16. Ders., Die Hünefeld-Hensen'schen Bilder u. s. w. Ebendort, 24. Bd., S. 465.
17. Ders., Über Auftreten von Deformationen u. s. w. Ebendort 25. Bd., 1904, S. 465.
18. A. Mosso, Die Umwandlungen der roten Blutkörperchen u. s. w. Virchow's Archiv 109. Bd., 1887, S. 205.
19. F. Müller, Die morphologischen Veränderungen der Blutkörperchen u. s. w. Ziegler's Beitr. zur allgem. Pathol. u. s. w. 23. Bd., 1898, S. 498.
20. Herm. Franz Müller, Über einen bisher nicht beachteten Formbestandteil des Blutes. Zentralbl. f. allgem. Pathol. u. s. w. 7. Bd., 1896, S. 538.
21. O. Pascucci, Die Zusammensetzung des Blutscheibenstromas und die Hämolyse. Hofmeister's Beitr. zur chem. Physiologie u. Pathol. 6. Bd. 1905.
22. E. Raehlmann, Über ultramikroskopisch sichtbare Blutbestandteile. Deutsche med. Wschr. 1904, S. 1049.
23. Max Schultze, Ein heizbarer Objekttisch u. s. w. Arch. f. mikrosk. Anatomie 1. Bd., 1865, S. 1.
24. H. Siedentopf u. R. Zsigmondy. Wiedemann's Annalen der Physik (4) 10. Bd. 1903.
25. H. Siedentopf, Über die physikalischen Prinzipien der Sichtbarmachung ultramikroskopischer Teilchen. Verh der mediz. Ges. zu Berlin. Berl. klin. Wschr. 1904, S. 865; vgl. auch Druckschriften der Werkstätte Carl Zeiss in Jena.
26. J. Siegel, Untersuchungen über die Ätiologie der Pocken und der Maul- u. Klauenseuche. — Untersuchungen über die Ätiologie des Scharlachs. — Untersuchungen über die Ätiologie der Syphilis. Anhang zu den Abhandlungen d. königl. preußischen Akademie d. Wiss. 1905.
27. Ders., Neue Untersuchungen über die Ätiologie der Syphilis. Münchener med. Wsch. 1905, S. 1321.
28. Ders., Bericht über gelungene Übertragung der Maul- u. Klauenseuche auf Kaninchen nebst ergänzenden Bemerkungen über die Beobachtung u. s. w. Ebendort S. 1574.
29. Ders., Weitere Untersuchungen u. s. w. Ebendort 1906, S. 63.
30. Curt Thesing. Sitzungsber. der Ges. der naturforschenden Freunde. Berlin, Jahrg. 1905.
31. Franz Weidenreich, Die roten Blutkörperchen I. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgesch. 13. Bd., 1903, S. 1.
32. Ders., Studien über das Blut u. s. w. I. Archiv f. mikrosk. Anatomie 61. Bd., 1903, S. 459.
33. Ders., Studien über das Blut u. s. w. III. Ebendort 66. Bd., 1905, S. 270.
34. Ders., Einige Bemerkungen über die roten Blutkörperchen. Anat. Anzeiger 27. Bd., 1905, S. 583.
35. Ders., Über die Form der Säugetiererythrozyten u. s. w. Folia haematol. II. Jahrg., 1905, S. 95.
36. C. Reichert, Über das Vorkommen u. s. w. Zschr. f. angewandte Mikroskopie X. Bd., 1905, S. 309.

Berichtigung.

p. 537 u. 538 soll es heißen: „v. Fromm" statt „v. Fromme".

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVI. Bd. **1. Oktober 1906.** **№ 21.**

Inhalt: Steinbrinck, Über Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen (Schluss). — Kupelwieser, Versuche über Entwickelungserregung und Membranbildung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. — Höber, Zur Frage der elektiven Fähigkeiten der Resorptionsorgane. — Schulz, Neuere und neueste Schilddrüsenforschung.

Über Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen.

Von C. Steinbrinck.

Mit 28 Abbildungen.

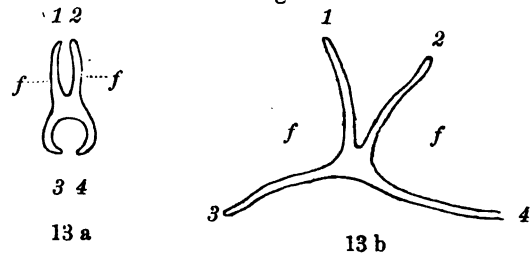
(Schluss.)

4. Kennzeichen der Kohäsionsmechanismen.

a) Flüssigkeitsgefüllter Zustand der Zellen. Soll man ein Urteil darüber abgeben, ob bei einem Mechanismus Membranschrumpfung oder Kohäsionsverkürzung als Ursache in Betracht kommt, so wird man naturgemäß sein Augenmerk zunächst darauf richten, ob die Zellen, während sich der betreffende Vorgang in der Natur abspielt, wasserleer oder flüssigkeitsgefüllt sind. Da aber die vertrockneten Organe bei Wasserzufuhr wieder zu schwellen und dann nochmals zu schrumpfeln pflegen und dieses Spiel sich oft wiederholen lässt, so wird man an zweiter Stelle auch an längst ausgetrockneten Geweben die betreffende Untersuchung anstellen dürfen, obwohl der Kohäsionszug in solchem Material manchmal nicht mehr so sicher arbeitet wie bei frischem. Die Prüfung möglichst unverletzter Gewebe liefert dabei wieder ein zuverlässigeres Resultat als die an dünnen Schnitten angestellte. So haben Schwendener und Colling aus der Beobachtung von mikroskopischen Antherenquerschnitten geschlossen, dass ihre Zellen

wasserleer und lufterfüllt wären, wenn sie sich in der gewöhnlichen Weise kontrahierten. Sie haben aber nicht beachtet, dass diese starke Kontraktion nur bei dicken Schnitten eintritt, in denen zahlreiche Zellen geschlossen geblieben sind. Indem sich die angeschnittenen oberflächlichen Zellen des Schnittes beim Wasserverlust

Fig. 13.



13 a 13 b

Fritillaria imperialis, Anthere; Querschnitte. a Dicker Querschnitt, wie in der Natur geschrumpfelt. b Zarter Querschnitt, nur geschrumpft.

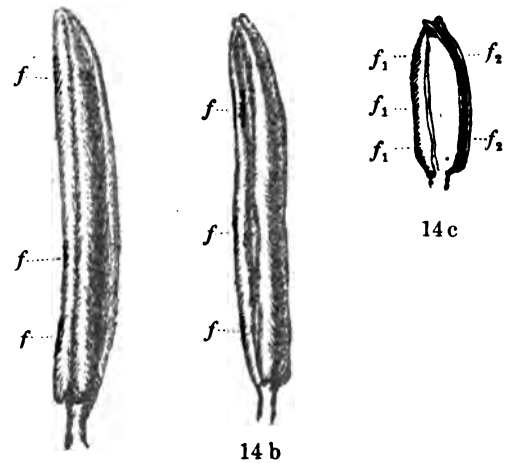
mit Luft füllen, kann es den Anschein haben, als ob das gesamte Gewebe voll Luft wäre[1]). Wäre dies wirklich der Fall und beruhte

1) Nachträgl. Anm. In der letzten Antherenarbeit von Colling ist mitgeteilt, dass sich unter etwa 100 von ihm untersuchten Pflanzenarten nur bei vier ein Kohäsionsmechanismus ihrer Antheren herausgestellt habe. Aus Colling's Pflanzenliste habe ich nun in den ersten Tagen dieses August nahezu 20 Arten, wie sie mir die nächste Umgebuug ganz zufällig bot, herausgegriffen. Von allen diesen behauptet Colling, dass die Öffnungsbewegung ihrer Staubbeutel erst begänne, nachdem die Flüssigkeit aus den Zellen verschwunden sei. Jeder Anfänger eines botanischen Praktikums ist aber mit Leichtigkeit imstande, die Unrichtigkeit dieser Darstellung nachzuweisen. — Die von mir nachträglich geprüften Arten aus Colling's Liste sind: *Hemerocallis, Lilium, Gladiolus, Aconitum, Verbascum, Veronica, Symphytum, Petunia, Scabiosa, Lysimachia, Potentilla, Geranium, Saponaria, Dianthus, Impatiens, Sinapis, Phlox, Begonia.* Wenn man an sonnigen und trockenen Tagen Antheren hiervon aufsucht, deren Fächer weit klaffen und den Staub freigegeben haben, deren Klappen aber noch nicht stark verschrumpfelt sind, so braucht man ein geöffnetes Fach (mit der Innenseite nach oben gewandt) bloß in unverletztem Zustande auf dem Objektträger auszubreiten und in Flächenansicht unter dem Mikroskop zu prüfen. Benutzt man ein Deckglas, so tut man gut, die Luft zwischen dem Objekt und dem Glase vorher durch einen Tropfen Öl zu verdrängen. Man wird dann (wenn nicht etwa ein zu weit vorgeschrittenes Stadium des Wasserverlustes getroffen worden ist) das Faserzellgewebe saftgefüllt und klar vor sich liegen sehen. Bei späteren Stadien ist dieses klare Gewebe stellenweise durch Gruppen blasenhaltiger schwarzer Zellen unterbrochen, und erst bei ganz verschrumpfelten und ausgetrockneten Klappen sind die Faserzellen durchweg schwarz, d. h. blasenhaltig und wasserfrei. — Warum hat Colling solche Beobachtungen, auf die von Schrodt und mir längst hingewiesen war, nicht selbst unternommen? Ein einziger solcher Kontrollversuch hätte ihn überzeugen müssen, dass sein auf Querschnitte gegründetes Schlussverfahren im Prinzip trügerisch und daher, wie oben im Text angegeben, ganz ohne Beweiskraft ist. Da aber Colling seine ganze Argumentation auf dieses eine einzige Beweismittel gründet und auch von den anderen oben im Text angegebenen weiteren Methoden, obwohl diese längst veröffentlicht waren, keinen Gebrauch gemacht hat, so fällt seine Beweisführung haltlos in sich zusammen.

die Austrocknungsbewegung der Antheren auf Membranschrumpfung, so wäre nicht einzusehen, warum ein dünner Schnitt sich anders verhalten sollte als ein dickerer. In Fig. 13 a u. b sind nun aber zwei trockene Antherenquerschnitte der Kaiserkrone (*Fritillaria imperalis*) abgebildet, die im durchfeuchteten Zustande ganz gleich geformt und gleich groß waren. Der eine von ihnen (Fig. 13 b) hat diese Form und Größe nur wenig verändert, weil seine Zellen durch den Schnitt geöffnet waren, der andere hat sich dagegen kontrahiert wie die natürlichen Staubbeutel, weil er dicker war und noch genügend viele geschlossene Zellen enthielt.

b) Ausbleiben der Kontraktion bei Verhinderung des Kohäsionszugs. Wir haben soeben einen Fall kennen gelernt,

Fig. 14.



14 a 14 b 14 c

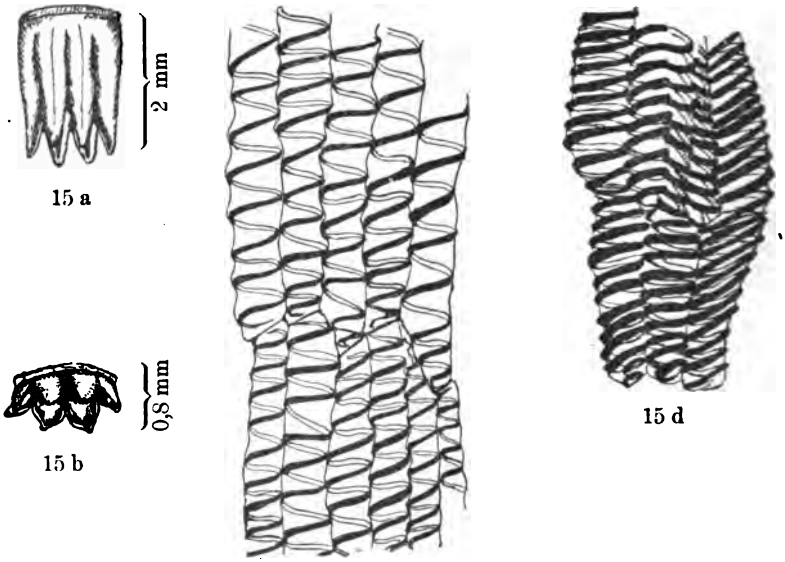
Fritillaria imperialis, Anthere. a Reif, aber noch nicht aufgesprungen. b Reif, ohne Schrumpfeln aus Alkohol im Vakuum getrocknet, kaum aufgesprungen, kaum verkürzt. c Natürliche trockene geschrumpfelte Anthere. (*f* deutet die Lage eines Staubfaches an.)

in dem wir die natürliche Kohäsionsverkürzung durch Anschneiden der Zellen hinderten. Bisweilen kann man dasselbe Resultat auf ganz anderem Wege und sogar am ganzen Organ erreichen. Fig. 14 b stellt eine reife *Fritillaria*-Anthere dar, die ohne Kohäsionswirkung ausgetrocknet und daher nur schwach verkürzt und kaum aufgesprungen ist. Zum Vergleiche ist daneben in Fig. 14 a und c dieselbe Anthere im natürlichen frischen und im gewöhnlichen Trockenzustand in ziemlich gleichem Maßstab gezeichnet. Die Buchstaben *f f* sollen andeuten, wo ein Staubfach zu suchen ist. Der Querschnitt in Fig. 13 wird die Orientierung erleichtern.

Das Ausbleiben der Kohäsionsverkürzung ist nun dadurch erzielt worden, dass die geschlossene, aber völlig reife Anthere längere

Zeit in möglichst wasserfreien Alkohol eingelegt und darauf im Vakuum zu raschem Austrocknen gebracht worden ist. Der Alkohol ist nämlich in der Luftleere zu rasch entwichen, als dass er einen genügend starken Kohäsionszug hätte ausüben können. Es sei übrigens bemerkt, dass die Membranschrumpfung durch die Imbibition mit Alkohol durchaus nicht beeinträchtigt wird, sowie ferner, dass die Anthere der Fig. 14 b ebenfalls die Form und Größe von Fig. 14 c annimmt, wenn man sie unter der Luftpumpe mit Flüssigkeit von neuem durchtränkt und dann in freier Luft trocknen lässt.

Fig. 15.



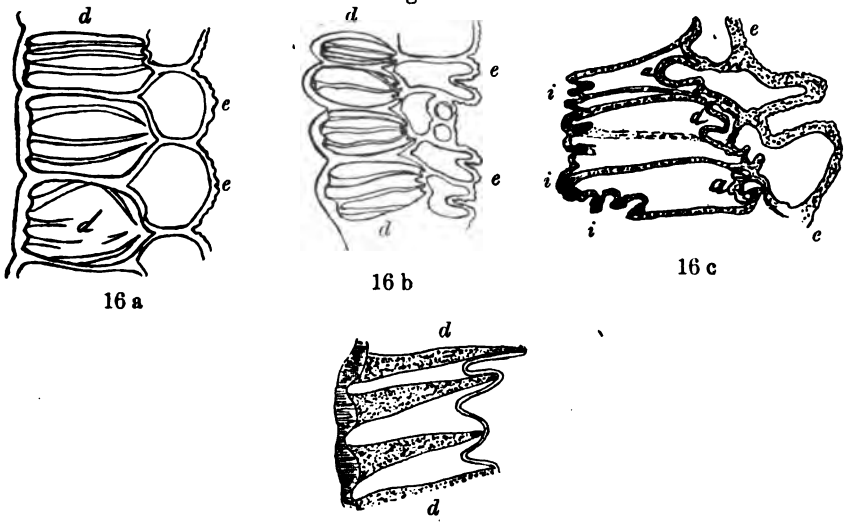
Equisetum arvense, Sporangium. a Vollreifer Sporangienstand ohne Schrumpfeln ausgetrocknet. b Derselbe, mit natürlicher Schrumpfelung. c Spiralzellen aus der Wandung von a, trocken, ungeschrumpfelt. d Spiralzellen mit natürlicher Schrumpfelung.

Zur Bestätigung des Gesagten sind in Fig. 15 Sporangien vom gemeinen Schachtelhalm (*Equisetum arvense*) abgebildet. Fig. 15 b zeigt solche im natürlichen geschrumpfelten Zustande, in Fig. 15 a sind die Sporangien ebenfalls völlig trocken, aber nicht geschrumpfelt: sie waren ebenso behandelt worden wie die *Fritillaria*-Anthere der Fig. 14 b. In Fig. 15 c sehen wir ein Stückchen der Sporangienwand von 15 a; ihre Spiralzellen sind demnach trocken, aber nicht geschrumpfelt. Zum Vergleich ist in Fig. 15 d versucht worden, ein entsprechendes Stück aus geschrumpfeltem Gewebe in Flächenansicht wiederzugeben[1]).

1) Die Flächenansicht lässt hier die Einfaltung der dünnen Membranpartien, die auf einem Schnitt eher hervortreten würde, nicht erkennen.

c) Faltung der Zellwände. Die Membranfalten sind oft so verschlungen, dass es schwer wird, sie zu enträtseln. Zudem sind die zarten Wandpartien häufig so eng zwischen die Verdickungsleisten eingepresst, dass sie sich der Wahrnehmung leicht entziehen. So mag es kommen, dass Schwendener, Brodtmann und Hirsch bei Antheren und beim Kompositenpappus die Existenz der Falten überhaupt bestritten haben. Daher seien in Fig. 16 und 17 noch einige Bilder von Membranfaltung bei diesen Organen angefügt. In Fig. 16 a sieht man die Faserzellen *d* und die Epidermis *e* einer Lilienanthere[1]) quer durchschnitten und zwar noch wassergesättigt,

Fig. 16.



Antherenquerschnitte. a und b von *Lilium candidum*, a in saftigem Zustand, b geschrumpfelt. c Querschnitt durch die geschrumpfelte Anthere von *Digitalis purpurea*. d Querschnitt durch eine geschrumpfelte Antherenzelle von *Berberis vulgaris* (aus dem Kläppchen).

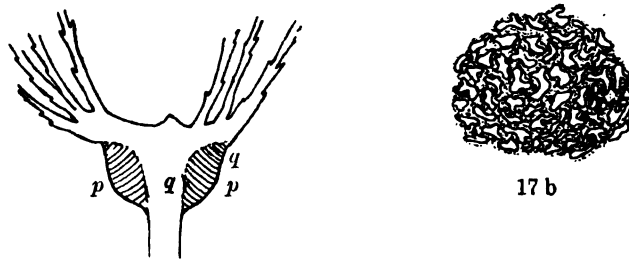
in Fig. 16 b dasselbe nach Wasserabgabe mit deutlicher Fältelung der Außenwand. Fig. 16 c gibt bei stärkerer Vergrößerung ein ähnliches Bild von der Anthere des Fingerhutes (*Digitalis purpurea*). Fig. 16 d endlich ein solches von der Berberitzenanthere.

Jeder kennt ferner die Haarschöpfe an den Früchtchen des Löwenzahns (*Taraxacum officinale*), welche dicht zusammenstehend von den Kindern als „Lichtchen" angeblasen werden. Fig. 17 a stellt einen schematischen Längsschnitt durch die Ansatzstelle jener Haare vor; ein Ringwulst unterhalb denselben, der im Schnitt in Form der beiden Polster *p p* rechts und links erscheint, bildet das Ge-

1) *Lilium candidum.*

webe, das durch sein Schrumpfeln die ursprünglich aufwärts gerichteten Haare herabzieht und strahlig ausbreitet. Derselbe Bau kehrt bei vielen anderen Kompositen wieder, so z. B. beim Wiesenbocksbart *Tragopogon pratense*. Fig. 17 b bringt einen etwa in der Richtung *q q* von Fig. 17 a geführten Schnitt durch das geschrumpfelte

Fig. 17.



17 a

17 b

Kompositenpappus. a *Taraxacum officinale*, schematischer Längsschnitt des Pappusträgers (*p* Bewegungspolster, saftig). b *Tragopogon pratense*, Schnitt in der Richtung *q*—*q* durch das geschrumpfelte Polster.

Polster von *Tragopogon*. Dagegen würde ein gerader Längsschnitt des Polsters von *Tragopogon*, wenn es auch geschrumpfelt ist, trotzdem keine Falten zeigen, weil seine Zellen nach der Richtung der Schraffierstriche in Fig. 17 a in die Länge gestreckt sind und fast ausschließlich Längsfalten erleiden, die erst auf dem Querschnitt hervortreten. Hirsch hat diesen Umstand übersehen.

IV. Besondere Beispiele von Schrumpfungsmechanismen.

Die hierher gehörigen Apparate lassen sich in sechs Gruppen sondern. Zu der ersten, an Zahl beschränkten, rechnen wir diejenigen, bei denen die Kontraktions- und die Widerstandszone in einer und derselben Wand einer einzigen Zellage, z. B. in der äußeren Wandung der Außenepidermis vereinigt sind. Solche Fälle haben wir im Anschluss an die Figg. 2 und 8 schon genügend besprochen. Die zweite Gruppe umfasst diejenigen Einrichtungen, bei denen die antagonistischen Membranen die aneinanderstoßenden Wandungen benachbarter Zellen sind. Das Peristom der Laubmoose bietet hierfür zahlreiche Beispiele, von denen wir einige charakteristische und biologisch-interessante herausgreifen wollen. In die dritte Gruppe mögen diejenigen gestellt sein, bei denen die antagonistischen Membranen Wandungen derselben Zelle bilden. Auch dieser Fall ist in Anlehnung an Fig. 6 an dem Früchtchen von *Pelargonium* bereits auseinandergesetzt worden. Wir erwähnten dabei aber, dass den *Pelargonium*-Früchtchen (z. B. von Ludwig) auch ein Bohrmechanismus zugeschrieben wird, über den wir bisher hinweggegangen sind, weil er bei dem verwandten

Erodium und bei tordierenden Grasgrannen mit größerer Sicherheit beobachtet ist. An diesen soll die Bohreinrichtung daher noch zur Besprechung gelangen. — Zu den drei folgenden Gruppen zählen wir die Fälle, wo ganze Zellagen oder Zellgruppen als Antagonisten auftreten. Diese Einrichtung findet sich vielfach mit vorhergenannten verbunden. Wenn die betreffenden Zellelemente untereinander parallel bleiben (Gruppe 4), brauchen wir hier nicht weiter auf sie einzugehen. Es genügt ein Blick auf die Fig. 7 b und die noch folgende Fig. 22 b (S. 732), um diesen Fall zu übersehen. Dagegen stehen noch die Konstruktionsformen aus, wobei nicht die Schrumpfungsachsen allein, sondern auch die Richtungen der längeren Zellachsen gekreuzt sind. Infolge der Wandstruktur schrumpft ihre Fläche nämlich in der Quere gewöhnlich erheblich stärker als in der Längsrichtung. Diese Anordnung ist überaus verbreitet und darum noch besonders günstig, weil dabei nicht nur die Differenzen der Flächenschrumpfungen ausgenutzt sind, sondern auch die Radialschrumpfung (Dickenabnahme der Zellwand), die im allgemeinen die Flächenschrumpfung überwiegt, verwertet wird. Die gekreuzten Zellgruppen können dabei verschiedenen Zellagen angehören (Gruppe 5) oder Komponenten einer morphologisch einheitlichen Zellschicht, z. B. der Innenepidermis, sein (Gruppe 6). Aus beiden Gruppen soll noch ein Beispiel angeführt werden. Das letztere ist so gewählt, dass auch die Erscheinung der Hygrochasie mit in Betracht gezogen werden konnte.

1. Peristome von Laubmoosen.

a) Fig. 18 a stellt den äußeren Zahnbesatz an der Mündung des Käpselchens eines bei uns häufigen Mooses, des *Orthotrichum diaphanum*, vergrößert dar. Das Bild wird sofort an eine Nelkenkapsel (Fig. 2 S. 667) erinnern; die Zähne sind nur zahlreicher, sind aber ebenfalls nur bei Trockenheit gespreizt und neigen sich, wenn sie feucht sind, nach oben zu einer Kuppel zusammen. Die Ursache dieser Bewegungen wird nach den zu Fig. 8 gemachten Bemerkungen (S. 669) aus dem Strukturschema Fig. 18 b des Zahnlängsschnittes sofort verständlich sein. — Von zwei benachbarten Zellagen sind bei der Reife nur die beiden Nachbarwände *e* und *i* übrig geblieben. *e* ist die äußere, *i* die innere Wandlamelle; die Strichel geben, wie auch in den folgenden Figuren, die Richtungen der geringeren Schrumpfung an. Diese Strukturen zwingen ohne Zweifel dem Zahn bei dem Trocknen die Auswärtskrümmung auf, die bei der Befeuchtung rückgängig gemacht werden muss. Die Ausstreuung der Sporen wird hier offenbar dem Winde überlassen. Da die Kapsel steil aufrecht steht, können diese nicht von selbst herausfallen. Der Wind kann aber um so besser wirken, da das

Moos kein Bodenbewohner ist, sondern an Baumrinden, alten Zäunen und auf Mauern, also an erhöhten Standorten wächst.

b) Das nun folgende Moos *Ceratodon purpureus* ist ein bei uns sehr verbreiteter Erdbewohner. Wir finden an seinem Peristom einen sehr interessanten Schleudermechanismus. Werfen wir zunächst einen Blick auf den Längsschnitt, Fig. 19 b, von einem seiner Zähnchen, so finden wir, dass im größten Teile desselben (von *u* aufwärts) der Gegensatz in der Struktur der beiden Lamellen wiederkehrt; jedoch hat diesmal die innere *i* Quer- und die äußere *e*

Fig. 18.

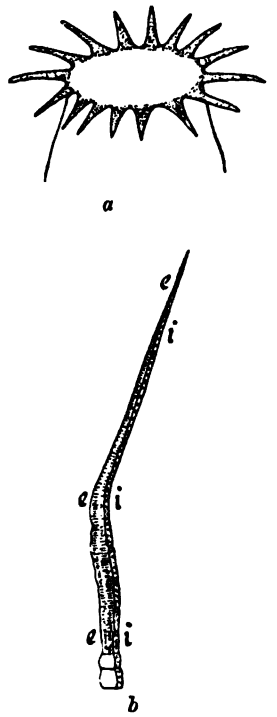


Fig. 19.

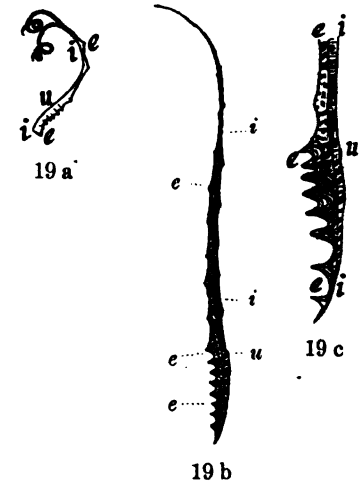


Fig. 18. *Orthotrichum diaphanum*, äußeres Peristom. a Gesamtansicht des trockenen Peristoms. b Radialer Längsschnitt eines Zahnes mit Strukturschema (*e* äußere, *i* innere Lamelle).

Fig. 19. *Ceratodon purpureus*, Peristom. a Ein trockener Doppelzahn. b Radialschnitt eines feuchten Zahnes mit Strukturschema. c Unterer Teil des vorigen mehr vergrößert.

Längsstruktur. Daher biegen sich die oberen Enden der Zähnchen beim Trocknen nach innen um und bilden sogar mehrfach gewundene Locken (Fig. 19 a). An dem untersten zackigen Teile des Zähnchens erkennen wir in Fig. 19 a aber eine schwache Auswärtskrümmung. In Fig. 19 c ist der Längsschnitt desselben vergrößert. Aus dieser Zeichnung wird die Ursache jener Krümmungsumkehrung sofort einleuchten. Denn unterhalb *u* kehrt sich ja auch die Struktur der Innenlamelle um, und die Struktur der äußeren Lamelle ändert sich dort ebenfalls ganz augenfällig. Sie erinnert mit dem Schema ihrer Schichtlinien lebhaft an das Bild von Fig. 4 b. Der Verlauf

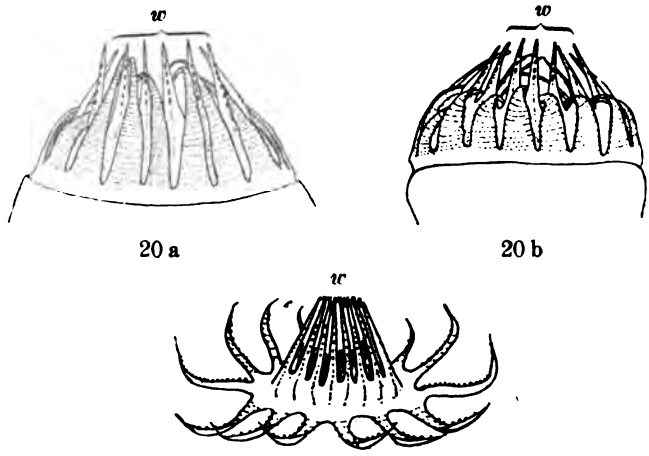
dieser Schichtlinien zieht dementsprechend eine bedeutende Erhöhung der Längsschrumpfung im Vergleich zu der im oberen Teile der Außenlamelle nach sich.

Es ist nun sehr interessant zu beobachten, was die Natur mit diesen verhältnismäßig einfachen Strukturunterschieden zu erreichen weiß. Die Mooskapsel ist bekanntlich durch einen Deckel geschlossen, der das Peristom unter sich birgt und bei der Reife erst dadurch abgestoßen wird, dass eine ringförmige Zellgruppe (der Annulus unter ihm) in Wasser stark quillt, und die Kapsel sprengt. Wir legen daher ein reifes Käpselchen von *Ceratodon* einige Stunden lang in Wasser, bringen es dann auf einen Objektträger und streifen mit einer Nadel von unten nach oben darüber, so dass der Deckel abgehoben und das Peristom freigelegt wird. Dieses besteht nun aus 32 an ihrer Basis durch Querriegel zu 16 Paaren vereinigten Zähnen. Oben weichen die Enden der Zähne jedes Paares wie Hörner seitlich auseinander. Alle vereint bilden nach dem Abstreifen des Deckels eine eiförmige Reuse, innerhalb deren wir auf unserem Objektträger einen Ballen von Sporen erblicken. Sobald die Zähne anfangen trocken zu werden, nehmen wir nun wahr, wie sich ihre Spitzen einwärts biegen und in den Sporenhaufen hineingreifen. Nach einiger Zeit macht sich auch die Austrocknung des basalen Zahnteiles bemerkbar. Die gelockten Enden werden durch sie mit den ihnen anhaftenden Sporen nach außen geführt und lassen dabei die Sporen mit abtrocknen. Nun greifen die gelockten Enden aber vielfach ineinander und hemmen dadurch manchmal die dem Austrocknungsgrade der einzelnen Zähne entsprechende Auswärtsbewegung so lange, bis ein solcher Zahn plötzlich abgleitet, elastisch zurückschnellt und dabei die anhaftenden Sporen wegschleudert. Es gewährt Überraschung, bei fortgesetzter Beobachtung des Sporenbombardements die außerordentliche Empfindlichkeit des Peristoms gegen Änderungen im Feuchtigkeitsgehalte der umgebenden Luft kennen zu lernen. Die unwillkürlichen Atemzüge des mikroskopischen Beobachters sind hinreichend, um die Oszillationen der Peristomzähne und das Abschleudern der Sporen fortwährend in Gang zu erhalten. Die schlanken Endigungen des Mundbesatzes sind von einer geradezu unruhigen Beweglichkeit. Immer wieder greifen sie von neuem in den Sporenhaufen hinein und nehmen einen Teil desselben nach außen mit. Dies geschieht aber nicht von allen gleichzeitig: Indem die einen den anderen voraus sind, stören sich ihre Bewegungen gegenseitig eine Zeit lang, bis die ineinandergreifenden elastischen Zinken aneinandervorbeigleiten. So wird in kurzer Zeit die ganze Umgebung des Käpselchens mit Sporen übersät. — Eine so große hygroskopische Empfindlichkeit wäre wohl durch einen Kohäsionsmechanismus schwer zu erreichen; in dieser Hinsicht erscheint ihm der Schrumpfungsmechanismus also überlegen.

c) Bei zahlreichen anderen Laubmoosen finden wir ferner eine Schleudereinrichtung, bei der die elastischen Gebilde, die das Abwerfen der Sporen zu besorgen haben, ganz andere sind als diejenigen, durch deren Auswärtsbewegung sie gespannt werden.

Nur die letzteren sind hygroskopischen Bewegungen unterworfen, sie bilden den äußeren Mundbesatz, die anderen (s. Fig. 20 c, b und a unter *w*) stellen einen besonderen hygroskopisch unempfindlichen Zahnkranz, den inneren Mundbesatz dar. Wie die Fig. 20 a u. b zeigen, die sich auf *Brachythecium velutinum* beziehen, greifen die äußeren Zähne sowohl im feuchten Zustande (20 a) als im ausgetrockneten (20 b) zwischen die elastischen Wimpern *w*

Fig. 20.



20 a 20 b 20 c

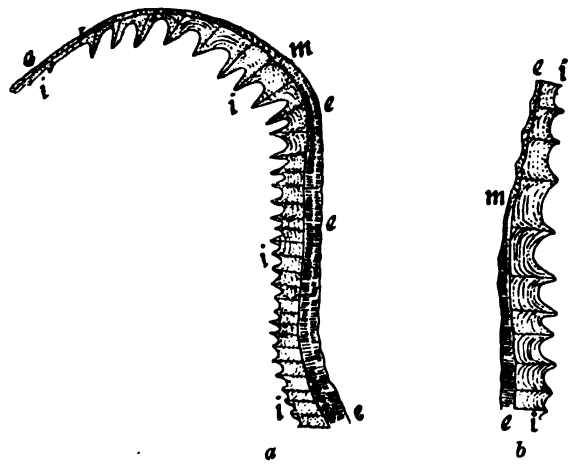
a *Brachythecium velutinum*, Peristom in feuchtem Zustande (*w* Strahlen des inneren Peristoms). b Peristom nach völligem Austrocknen. c Erstes Trockenstadium.

hinein. Es gibt aber ein erstes Stadium der Austrocknung (20 c), bei dem die Außenzähne strahlig nach außen gespreizt sind.

Stellen wir uns nun wiederum vor, was mit einem eben entdeckelten Sporenkäpselchen von *Brachythecium* beim Austrocknen geschieht. Wenn die feuchte Form 20 a in die erste Trockenform 20 c übergehen soll, so müssen sich die äußeren Peristomzähne mit den anhaftenden Sporen durch die Spalten der Reuse des Wimperkranzes *w* hindurch nach außen drängen. Da aber ihre Innenseite gezackt ist (vgl. Fig. 20 b und c, sowie 21), so werden die inneren Peristomstrahlen *w* bei dieser Auswärtsbewegung vielfach mit erfasst und eine Strecke weit nach außen mitgeführt. Zugleich ist ein Teil des Sporenstaubes an ihnen abgestreift worden. Wird ihre Spannung nun zu stark, so schnellen sie zurück und dienen so als Sporenschleudern. Hat sich dieser Vorgang vollzogen, so

bewegen sich die äußeren Peristomzähne bei weiterem Austrocknen wieder zurück, schieben sich von neuem zwischen die starren Wimpern ein und krümmen ihre eigenen spitzen Enden endlich sogar noch stärker in die Kapselhöhlung hinab, als dies im feuchten Zustande der Fall war (vgl. den endgültigen Trockenzustand 20 b mit dem feuchten 20 a). Sie kommen hierdurch mit neuem Sporenstaub, der noch in der Kapsel zurückgeblieben war, in Berührung, und sind so darauf vorbereitet, beim Eintritt nasser Witterung und nachfolgender Trockne das vorige Spiel von neuem zu beginnen, wenn nicht der Wind inzwischen den Sporenrest durch die feinen Spalten der Peristomreusen allmählich hinausgeblasen hat.

Fig. 21.



Amblystegium serpens, äußeres Peristom. a Radialschnitt eines Zahnes mit Strukturschema. b Mittleres Stück des vor., mehr vergrößert.

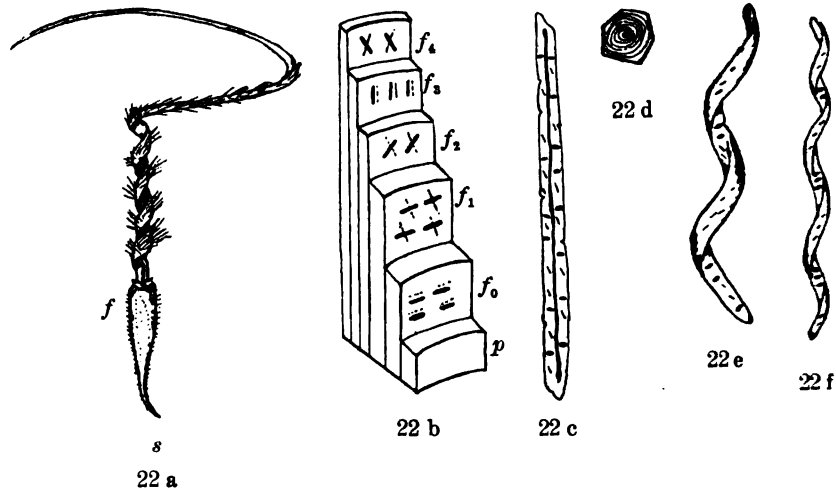
Betrachten wir uns nun das Strukturschema des Längsschnittes eines äußeren Peristomzahnes in Fig. 21 a, so fällt uns wieder der Wechsel der Struktur in der einen Lamelle und zwar der äußeren *e* an der Stelle *m* auf. Der Deutlichkeit halber ist diese Partie in Fig. 21 b etwas stärker vergrößert. Die Längsstruktur der äußeren Lamelle *e* oberhalb *m* macht es uns verständlich, warum sich die Zahnspitzen beim Austrocknen infolge der stärkeren Kontraktion der geschichteten Innenlamelle *i* (vgl. wieder Fig. 2 b) einwärts herabbiegen. Dass diese Einwärtskrümmung ziemlich spät erfolgt, ist ein Zeichen dafür, dass die Massen der Innenlamelle nicht so hygroskopisch empfindlich sind, wie z. B. die zarten Lamellen von *Ceratodon*. Wir fanden ja auch bei *Ceratodon* eine geringere Empfindlichkeit der kompakteren geschichteten Zahnbasis. So ist es also nicht zu verwundern, dass die quergestreifte Außenlamelle *e* der

unteren Hälfte der *Brachythecium*-Zähne (Fig. 21 a) hygroskopisch weit empfindlicher ist als ihre Nachbarin *i*[1]). Darauf dürfte die auffällige Auswärtsbewegung beruhen, die zum ersten Trockenstadium 20 c führt. Erst wenn sich der Wasserverlust auch in der Innenlamelle geltend macht, kann die erste Auswärtskrümmung wieder ausgeglichen werden. Daher bewegen sich die Zähne vom zweiten Trockenstadium wieder einwärts.

2. Bohrmechanismen von *Erodium* und *Stipa*.

Die Teilfrucht von *Erodium gruinale* Fig. 22 a erinnert sehr an die von *Pelargonium* Fig. 6 a (S. 668), nur sind die Flughaare

Fig. 22.



Erodium gruinale, Teilfrucht. a Trocken gewunden. b Schema des Grannenbaues. c Feuchte Faserzellen der Zone f_1 mit Porenlage. d Querschnitt davon. e und f trocken gewundene Faserzellen aus Zone f_1.

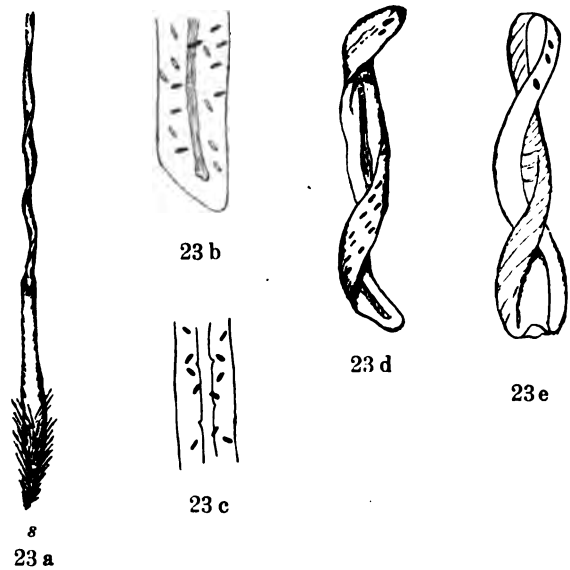
bei *Erodium* durch aufwärts gerichtete steife Borsten ersetzt. Die Zuspitzung *s* am unteren Ende des Fruchtfaches *f* findet sich ebenfalls bei beiden, wenn auch bei *Pelargonium* weit schwächer ausgeprägt, desgleichen die steifen aufrechten Borsten, mit denen die Fachwandung besetzt ist. Wollte man diese gemeinsamen Eigentümlichkeiten allein auf die nahe Verwandtschaft der beiden Gattungen schieben, so würde man beim Anblick der nächsten Fig. 23 a stutzig werden, denn das Grasfrüchtchen von *Stipa* zeigt ganz dieselbe Einrichtung. In der Tat ist festgestellt, dass sie bei *Erodium* und *Stipa* dem Einbohren der Samen in den Boden dient. Die Spitze erleichtert das Eindringen; die Haarborsten stemmen sich, nach-

1) Man ist versucht, sich vorzustellen, dass die Querstruktur von *e* eine raschere Wasserzufuhr von außen gestattet als die kompliziertere von *i*.

dem der Same durch die Windung der Granne eingebohrt ist, gegen die höher gelegenen Erdteilchen und verhindern, dass der Same wieder herausgezogen wird, wenn sich die Schraube beim Witterungswechsel zurückdreht.

In demselben Sinne wirken die Borsten, mit denen bei *Erodium* die Granne selbst besetzt ist. Nun kann aber das Einbohren nur zustande kommen, wenn sich das oberste einfach gebogene Grannenende gegen den Boden stemmt. (Auch bei *Stipa* ist ein solches untordiertes, einfach gebogenes Ende vorhanden, wegen der großen Grannenlänge aber von uns nicht gezeichnet.) Hat dieses Grannen-

Fig. 23.



Stipa capillata. a Grasfrucht mit einem kleinen Stück der tordierten Granne. b und e Flächenansichten von Fasern der Granne mit Angabe der Porenlage. d und e Isolierte Faser nach dem Austrocknen. d Gewunden wegen Porenlage b. e Tordiert wegen Porenlage c.

ende aber einmal einen genügenden Halt gefunden, so muss auch das vorher erwähnte Zurückdrehen der Granne beim Wechsel der Witterung dazu beitragen, den Samen tiefer in den Boden einzutreiben, da sich die Granne ja bei der Befeuchtung (beim Entrollen) strecken muss. Unsere pflanzliche Bohrvorrichtung ist somit in dieser Beziehung vollkommener eingerichtet als die Schraubenbohrer aus menschlichen Werkstätten.

Ich hoffe nun, dass die Figg. 22 und 23 über das Zustandekommen der Bohrbewegungen raschen Aufschluss gewähren. Fig. 22 b ist ja der Fig. 7 b (S. 669) ganz analog. Epidermis und Parenchym (Lage *p* in 22 b) sind aber bei *Erodium* unwirksam. Das aktive

Gewebe besteht nur aus Fasern (s. Längs- und Querschnitt einer solchen aus der Zone f_2 in 22 c und d). Unsere Faserlagen f_1, f_2 und f_3 entsprechen den gleichbezeichneten Zonen in Fig. 7 b. Den letzteren finden wir hier aber noch zwei Zonen, f_0 und f_4, hinzugefügt. Die eine f_0 mit Querporen verstärkt offenbar die Längskontraktion der Konkavseite; die andere f_4 mit „rechtsläufigen" schiefen Poren, die beim Trocknen für sich allein einer Rechtswindung unterliegt (im Gegensatz zu der Linkswindung der ganzen Granne), soll den Widerstand der Konvexseite erhöhen. Durch die Steigerung der Gegensätze wird nämlich auch die Intensität des Windungsbestrebens vermehrt. — Die Fig. 22 e und f stellen ein Paar Fasern aus der Zone f_2, mit der Porenlage der Fig. 22 c (vgl. Schema Fig. 2 a) dar, nachdem sie durch Austrocknen in isoliertem Zustande einige Linkswindungen erfahren haben.

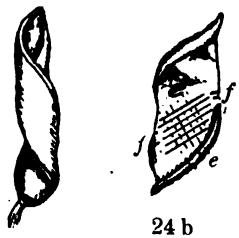
Die Granne von *Stipa* ist nicht wie die von *Erodium* gewunden, sondern in sich tordiert (s. Fig. 23 a). Einen Hauptbestandteil ihres Gewebes bilden daher Zellfasern, deren Struktur an das Schema Fig. 3 a erinnert (vgl. die Längsansicht eines Abschnittes einer solchen Faser in Fig. 23 c und beachte die eingezeichnete Porenlage). Eine isolierte solche Faser, die durch den Wasserverlust tordiert worden ist, findet sich in Fig. 23 e dargestellt. Andere dieser fibrösen Elemente sind mehr nach dem Schema Fig. 2 a gebaut und daher wie die der Fig. 23 d nach dem Austrocknen gewunden. Fig. 23 b zeigt die Porenlage einer solchen. Wie schon S. 665 erwähnt, finden sich in den tordierten Organen noch vielfache Übergangsformen zwischen 23 c und d. Wie diese Formen aber alle harmonisch zusammenwirken und wie sie im einzelnen innerhalb der Granne angeordnet sind, um sich gegenseitig zu unterstützen, kann hier nicht ausführlicher auseinandergesetzt werden. (Vgl. darüber Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1888, S. 393 ff.)

3. Der Schleudermechanismus von Papilionaceenhülsen.

Drückt man auf die Nähte einer reifen Erbsenhülse, so dass diese platzen, so werden oft unversehens einzelne Samen daraus mehrer Meter weit weggesprengt. Bei vielen Hülsen ist dies nun eine natürliche, mit dem selbständigen Aufspringen verbundene Erscheinung. Beim Austrocknen sucht sich nämlich jede der zu einer Hülse vereinigten Schwesterklappen, ähnlich wie die in Fig. 24 a gezeichnete Klappe einer wilden Linse, schraubig einzurollen. Dieser Formänderung widerstehen aber die festen Nähte ziemlich lange. Die Spannungen müssen erst einen hohen Grad erreichen, ehe die Nähte reißen. Ist ihr Zusammenhang aber endlich überwunden, so vollzieht sich die Drehung der Klappen um so rascher und intensiver. Befindet man sich in der Nähe eines Ginstergebüsches

zur Reifezeit der Hülsen bei hellem Sonnenschein, etwa um die Mittagszeit, so kann man das Krachen der gesprengten Hülsen und das Anprallen der ausgeworfenen Samen nicht selten sehr deutlich hören.

Diese Austrocknungsbewegung beruht auf dem Antagonismus zweier voneinander durch Parenchym getrennter Gewebslagen, deren Elemente schief zur Längsachse der Hülse gestreckt und rechtwinkelig gekreuzt sind. In Fig. 24 b ist versucht, die Lage derselben durch Striche anzudeuten. Die punktierten Linien *e—e* geben die Richtung der Außenepidermiszellen an, die übrigens sehr beträchtlich verdickt sind. Die ausgezogenen Linien *f—f* dagegen fallen in die Längsachse der Faserzellen, aus welchen das innere dynamische Gewebe gebildet ist. Die Schrumpfungskontraktion ist in jeder der beiden Gewebezonen senkrecht zu den ihr zukommenden Linien der Fig. 24 b am stärksten, längs derselben am geringsten. Diese stärkere Kontraktion bewirkt nun seitens der



24 a 24 b

Fig. 24.

Ervum hirsutum, Hülsenklappe.
a Im natürlichen Trockenzustande. b Nach dem Ablösen der Außenepidermis und des Parenchyms bei erneutem Austrocknen noch schwach gewunden.

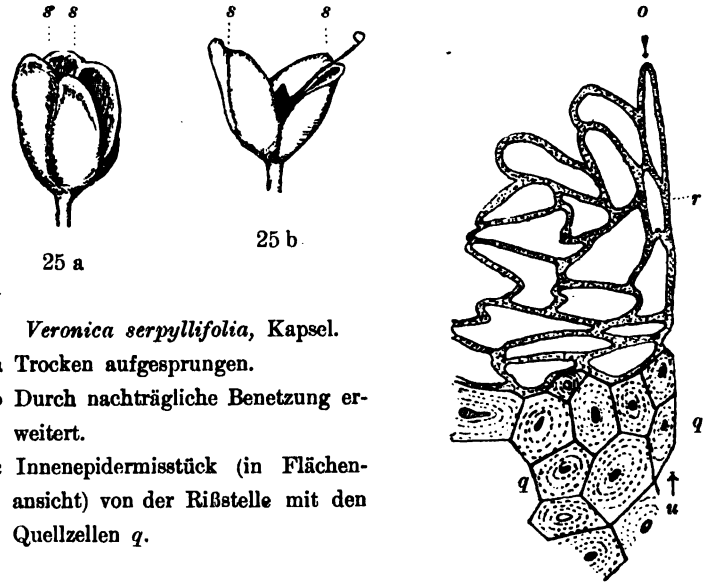
Faserschicht das schiefe Einrollen jeder Klappe. Dieses wird aber begünstigt durch das entgegengesetzte Krümmungsstreben, das von der stärkeren Kontraktion der Epidermis ausgeht. Denn durch diese wird die ursprüngliche Konvexwölbung der Außenseite der Hülsenklappen abgeflacht; der flache Streifen lässt sich aber leichter einrollen als der gekrümmte.

Übrigens ist auch hier durch die Darlegung des Gegensatzes zwischen Epidermis und Faserschicht der Mechanismus durchaus noch nicht erschöpft. Die Faserzone ist nämlich nicht einheitlich gebaut, vielmehr krümmt sie sich infolge ihrer Strukturverschiedenheiten, auf die wir nicht näher eingehen können, selbständig im Sinne der ganzen Klappe. Fig. 24 b stellt die von dem übrigen Gewebe befreite Faserschicht einer Klappe nach dem Austrocknen dar. Ihre Krümmung ist aber, wie man sieht, durchaus nicht so extensiv und auch nicht so energisch, wie dies in der Natur im Interesse des Schleudervorganges durch den Verband von Epidermis und Fasergewebe erreicht wird.

4. Xerochasie und nachträgliche Hygrochasie bei *Veronica serpyllifolia*.

Die Kapseln von verschiedenen als Unkräuter unsere Äcker bewohnenden Ehrenpreisarten springen zwar, wie das Fig. 25 a von *Veronica serpyllifolia* zeigt, beim Trocknen in einer schmalen Spalte auf, erweitern diese aber erst bei nachfolgender Benetzung (Fig. 25 b). Beide Erscheinungen beruhen auf dem Bau der Innenepidermis. In Fig. 25 c ist ein Stück von der Innenepidermis der Kapselscheidewand stärker vergrößert gezeichnet, und zwar von der Stelle, wo diese mitten durchreisst und wo die Quellzellen *q*, welche die Form

Fig. 25.



Veronica serpyllifolia, Kapsel.
a Trocken aufgesprungen.
b Durch nachträgliche Benetzung erweitert.
c Innenepidermisstück (in Flächenansicht) von der Rißstelle mit den Quellzellen *q*.

25 a in 25 b überführen, an die übrigen anstoßen. — Das Öffnen der Kapseln beim Austrocknen wird großenteils dadurch bewirkt, dass die Scheidewandränder *s*—*s* in Fig. 25 a und b, die ursprünglich durch die Randzellen *r* in Fig. 25 c zusammenhängen, konvex zu werden streben und infolge dieser Konvexität nach dem Riss oben auseinanderweichen. Erinnert man sich der früher (S. 726) angeführten hygroskopischen Eigenschaften der Zellwände bei den meisten gestreckten Zellen, so wird die Ursache dieser Krümmung aus der Fig. 25 c bald einleuchten. Die Randzellen *r* sind ja in der Richtung *u*—*o* (von unten nach oben an der aufrechten Kapsel) verlängert, die seitlich von ihnen gelegenen Innenepidermiszellen dagegen mehr und mehr quergestreckt. Daher kontrahieren sich

die letzteren beim Wasserverlust in der Richtung *u—o* mehr als die Randzellen und veranlassen so die Konvexität. — Die Wandsubstanz der massig verdickten Quellzellen *q*, die den unteren Teil der Scheidewand einnehmen, nimmt bei Wasseraufnahme in sehr hohem Maße an Volumen zu. Wie hierdurch die beiden Klappen weiter auseinander gedrängt werden, bedarf wohl keiner ferneren Erörterung. Die eigenartige Ausbildung der Quellzellen lässt zwar vermuten, dass diese Pflanzen von der nachträglichen hygrochastischen Bewegung einen gewissen Vorteil haben. Das Nähere hierüber ist jedoch noch nicht ganz aufgeklärt.

V. Weitere Beispiele von Kohäsionsmechanismen.

Unter den Schrumpfungsmechanismen haben wir bereits mehrere verschiedenartige Schleudervorrichtungen für Samen und Sporen kennen gelernt und dabei erfahren, mit welcher Meisterschaft die Natur das einfache Mittel der gekreuzten Schrumpfungsachsen zu handhaben und wie sie diese Einrichtung zu variieren versteht. Von Schleuderapparaten der Kohäsionsmechanismen haben wir dagegen bisher nur den der Farnsporangien besprochen, bei dem das Auswerfen der Sporen mit dem Riss der Zellflüssigkeit zusammenhängt. Wir finden aber in den Makrosporangien von *Selaginella* auch einen Apparat von genialer Einfachheit vor, der das Wegsprengen der Sporen besorgt, schon ehe die Kohäsion unterbrochen wird. Auf diesen möchte ich noch im folgenden näher eingehen. Da wir uns aber bisher fast ganz ausschließlich mit Fortpflanzungsorganen beschäftigt haben, so soll zum Schluss außerdem noch eine Kohäsionseinrichtung besprochen werden, durch die das vegetative Leben der betreffenden Pflanzen bedingt ist, nämlich der Saugmechanismus von Blatthaaren wurzelloser Gewächse[1]), durch den ihrem Chlorophyllapparat die nötige Zufuhr von Wasser und Nährsalzen vermittelt wird. Es sind dies fels- und baumbewohnende Bromeliaceen.

1. Schleudereinrichtung der Makrosporangien von *Selaginella*.

Ein Makrosporangium von *Selaginella* enthält nur vier kugelige Sporen. In Fig. 26, die ein noch nicht lange aufgesprungenes Sporangium darstellt, sind die vier Sporen deutlich sichtbar und zwar liegen regelmäßig zwei von ihnen nebeneinander in dem unteren, von den Rissen nicht durchsetzten Teile des Behälters, der, anfangs ziemlich gerundet, jetzt eine kahnförmige Gestalt angenommen hat, während die beiden anderen einander gegenüber in je einer

1) Sind Wurzeln vorhanden, so dienen sie nur zur Befestigung an die Unterlage, nicht zur Ernährung.

Vertiefung der oberen Wandteile der Kapsel ruhen, die sich als Klappen voneinander getrennt haben und weit gespreizt sind. Ihr Herausfallen wird dadurch verhindert, dass sie mit ihrer Unterlage schwach verklebt sind. — In dem Zustande der Fig. 26 bleibt nun das Sporangium trotz des ferneren Wasserverlustes ziemlich lange anscheinend in Ruhe. Hat man es lose auf einem Objektträger liegen, so springt es dann aber plötzlich zentimeterweit weg und schleudert zugleich meist die vier Sporen auf einmal ab. Untersucht man nunmehr sofort seine Gestalt, so fällt sehr augenfällig auf, dass am „Kahn" die oberen Ränder und die soeben noch gewölbt gewesenen Seitenwände, zwischen denen vorher die unteren Sporen eingeklemmt waren, gerade gestreckt und flach geworden sind und nun enggepresst aneinander liegen. Durch Kontrollversuche lässt sich dartun, dass es das Streben nach eben dieser Formänderung gewesen ist, was die Sporen weggesprengt hat. Sie sind nämlich durch einen auf ihre unteren Hälften ausgeübten, stetig wachsenden

Fig. 26.

Selaginella, Makrosporangium. Durch Wasserverlust weit geöffnet, zum Abschleudern der Sporen bereit.

Druck ebenso „abgeschnippt" oder „weggeknipst" worden wie ein Kirschkern, der zwischen zwei Fingern gepresst war. Die beiden oberen Klappen haben dagegen beim Abschleudern der Sporen ihre Form nicht wesentlich geändert. Das Wegsprengen der ihnen eingebetteten Sporen kommt daher nicht durch eine aktive Bewegung der Klappen, sondern lediglich dadurch zustande, dass diese, sobald die unteren Sporen abgeschossen sind, ebenso wie die Kahnwände, einer sehr schnellen Bewegung gegeneinander unterliegen, die beim Zusammenprallen der Kahnwände plötzlich gehemmt wird. Nach dem Gesetze der Trägheit setzen die ihnen nur locker ansitzenden oberen Sporen ihre Bewegung mit unverminderter Geschwindigkeit fort und werden somit nach entgegengesetzten Seiten abgeworfen.

Wird nach dem Schleudervorgang das ganze Organ unter dem Mikroskop untersucht, so ist leicht festzustellen, dass seine Zellen auch jetzt noch durchweg mit Zellsaft gefüllt sind. Es liegt hier also unzweifelhaft ein Kohäsionsmechanismus vor. Damit steht im Einklang, dass Goebel in diesen Zellen bei Beginn des Öffnens noch Protoplasma und Chlorophyllkörner gefunden hat und sie

hiernach in diesem Zeitpunkt noch für lebendig hält. Durch Membranschrumpfung, wie Schwendener meint, kann also das Aufspringen des Sporangiums keinesfalls verursacht sein. Die durch den Kohäsionszug hervorgebrachten Bewegungen setzen sich in den Sporangienwänden sogar noch geraume Zeit nach dem Abschnellen der Sporen weiter fort. Namentlich wenn man den „Kahn" ebenfalls zertrennt hat, unterliegen die einzelnen Hälften des Behälters noch außerordentlich starken, feineren Deformationen, ehe im Saft ihrer Zellen der Riss eintritt. Ist dieser Zeitpunkt erreicht, so springen die auf dem Objektträger liegenden Sporangienstücke aufs neue zentimeterhoch und weit und ihre Verkrümmungen sind plötzlich verschwunden. Die Austrocknung ihrer Membranen, die nunmehr erst erfolgt, bringt dagegen keine wesentlichen Formveränderungen mehr hervor; jede Sporangienhälfte ist danach nur stärker abgeflacht als im Leben. Fig. 27 gibt das Bild einer solchen und zwar der vorderen Hälfte von Fig. 26 wieder. Man erkennt, wie sowohl der Knick bei *v*, als auch die Umstülpung der oberen Ränder bei *u* wieder verschwunden sind. Fig. 27 (Kopie einer Abbildung Goebel's) bringt zugleich das Zellennetz dieser Klappe zur Anschauung. Wir benutzen sie, um uns darüber zu unterrichten, in welch einfacher Weise die Natur den besprochenen Schleudermechanismus konstruiert hat.

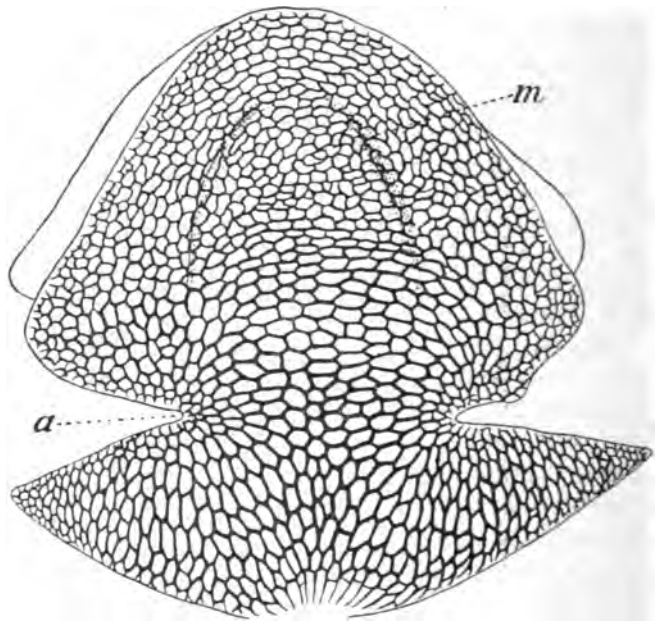
Um dies zu verstehen, müssen wir uns zunächst vor Augen halten, dass auch bei sämtlichen in Betracht kommenden Zellen des *Selaginella*-Sporangiums, wie bei dem Annulus der Farne (vgl. Fig. 11) die Außenwand zart, die übrigen Wände dagegen kräftig verdickt sind; dass diese Zellen ferner nur eine einzige Lage bilden und dass sie größtenteils nach irgendeiner Richtung, wenn auch nur mäßig gestreckt sind. Man kann sich ein Bild von einer Einzelzelle machen, wenn man in einem Schutzkarton eines Buches die offene Seite mit Papier überspannt denkt. Dieses Papier stellt dann die dünne Außenhaut einer solchen Zelle, die fünf Pappewände die verdickte Membran derselben dar. Nimmt man aber einen solchen Schutzkarton in die Hand, so wird man finden, dass schon ein leichter Druck auf die breiten Seitenwände genügt, um diese einander zu nähern, dass es dagegen schon einer erheblichen Anstrengung bedarf, um die schmalen Seitenwände gegeneinander zu drängen. (Im ersteren Falle unterliegt das Papier über der freien Seite des Pappkartons einer Längsfaltung; im zweiten würden sich Querfalten bilden müssen.) Daraus ergibt sich aber ein klarer Schluss auf das Verhalten unserer *Selaginella*-Zellen beim Kohäsionszuge des schwindenden Saftes oder Wassers[1]). Die gestreckten

1) Die beschriebenen Formveränderungen können auch am toten Organ beliebig oft wieder hervorgerufen werden.

Zellen werden durchweg einer Längsfaltung unterliegen; die lokalen Krümmungen ihres gesamten Gewebes werden dadurch bedingt sein, dass sich die Außenränder der beiden Seitenwände, die in Fig. 27 durch die längsten Linien einer jeden Zellumrandung dargestellt sind, einander nähern.

Richtet man nunmehr den Blick auf Goebel's Zellennetz in Fig. 27 und zwar zunächst auf den unteren zweizipfeligen Abschnitt desselben, der einer Seitenwand des „Kahns" in Fig. 26 angehört, so wird man sofort verstehen, woher der Druck rührt, den die

Fig. 27.



Selaginella, Makrosporangium. Zellnetz einer Klappe. Kopie nach Goebel.

Wände dieses Kahns auf die zwischen ihnen liegenden beiden Sporen ausüben. Denn da die Zellen des Kahns fast alle nach aufwärts gestreckt sind, so muss eine isolierte Seitenwand des Kahns unter dem Kohäsionszuge einer intensiven Querkrümmung nach außen (in Fig. 27 auf den Beschauer zu) unterliegen. Da aber beide Kahnwände in der Natur fest miteinander verbunden bleiben, so sind zwar ihre entgegengesetzt gerichteten Querkrümmungen unterdrückt; um so mehr wird aber der Kohäsionszug in ihnen dahin wirken, die außen konvexen Kahnwände mindestens flach zu strecken. Die Reibung der Sporen an der Innenwand des

Kahns verhindert aber eine Zeit lang den Ausgleich dieser Spannung, bis diese so stark angewachsen ist, um sie trotz der Reibung wegzuschnellen.

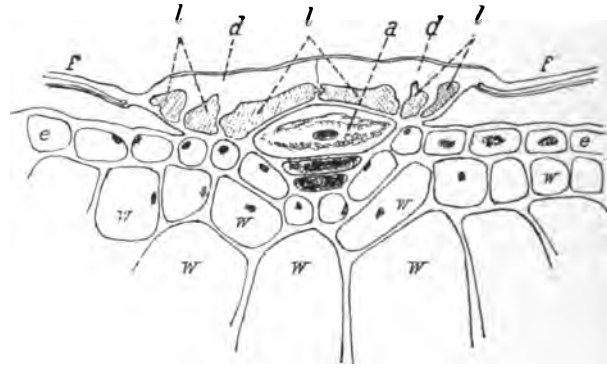
Wenden wir unser Augenmerk in Fig. 27 nunmehr auf den über dem Kahn gelegenen mittleren Teil der eigentlichen „Klappe", so werden wir dort ein ziemlich scharf abgegrenztes Gewebe finden, dessen Zellen nicht mehr wie die des Kahnes nach oben, sondern in die Quere gestreckt sind. Hielten wir in unserer Figur den unteren Teil (den Kahnabschnitt) fest, so müsste der Kohäsionszug in den ebenerwähnten Querzellen es bewirken, dass sich der obere Teil der Klappe wie um eine Querangel auf uns zu bewegte. Hierdurch erklärt sich somit die starke Knickung der unteren Klappe der Fig. 26 bei *v* sehr einfach. (In der oberen Klappe ist an jener Stelle nur eine geringe Zahl von Querzellen vorhanden, daher ist sie dort viel schwächer gebogen.) — In Fig. 27 befindet sich oberhalb der Querzellen bei *m* ein zarteres Gewebe, dem die Spore angelagert ist. Durchmustert man nun den ganzen Randteil der Klappe, der diesen Bezirk *m* und die Region der Querzellen umgibt, so wird man finden, dass in ihm die Längsachsen der Zellen größtenteils parallel dem äußeren Klappenrande streichen. Diese Zellen bewirken also beim Schrumpfeln eine Umstülpung des Klappenrandes nach außen (bei *u* der Fig. 26), die sich ähnlich vollzieht, als wenn jemand, der den Rockkragen der Kälte wegen hochgeschlagen hatte, diesen wieder zurückklappt. Auch die obere Klappe zeigt, übrigens (Fig. 26) diesen umgelegten Rand. So erscheint in Fig. 26 jede Spore der Klappe zum Wurf bereit in eine Art Schleudertasche eingebettet. Durch das Umkrempeln der Klappenränder, sowie durch die Knicke der Klappen in der Gegend von *v* ist zudem die Wurfbahn für die Sporen möglichst frei gemacht. Das Ganze ist aber durch die rationelle Anordnung der schrumpfelnden Zellen erzielt worden.

2. Der Saugmechanismus der Schuppenhaare von *Tillandsia*-Blättern.

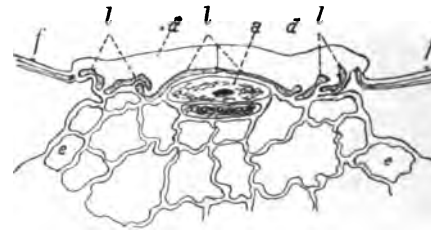
Auf S. 675 ist im Anschluss an Fig. 12 davon die Rede gewesen, dass lebende Blätter von Moosen die Elastizität der Membranen ihrer Assimilationszellen benutzen, um bei Benetzung rasch Wasser aus der Umgebung aufzunehmen. A. F. W. Schimper hat nun darauf aufmerksam gemacht, dass es epiphytische Bromeliaceen gibt, deren Wurzeln, wenn vorhanden, nur als Haftorgane dienen und deren Wasseraufnahme auf der Vermittlung eigentümlicher Haargebilde beruht, mit denen ihre Blätter besetzt sind. In Fig. 28 a ist ein Längsschnitt durch die Mitte eines solchen Haares von *Tillandsia Gardneri* samt dem anstoßenden lebenden Blattgewebe gezeichnet. Unter einer gemeinsamen, stark verdickten

Außenmembran *d d* sehen wir die Lumina *l* von sechs Haarzellen. Diesen entsprechen in der Flächenansicht der Haarschuppe drei kreis- oder gürtelförmige Gruppen von Zellen, die zusammen die Scheibe des Saughaares bilden. An diese schließen sich nach außen in langer Erstreckung die Zellen *f* des Flügelrandes, die einen ausgedehnten Kapillarraum zwischen ihnen und der Blattepidermis *e* überdecken. Unter der Haarscheibe fallen einige der Blattzellen durch ihren reichen Protoplasmagehalt und ihre Größe oder Form

Fig. 28.



28 a



28 b

Tillandsia Gardneri, Saughaar, Längsschnitte. a Zellen wasserreich. b Zellen wasserärmer. — *l* Lumina der Scheibenzellen; *d* Außenmembran davon; *f* Flügel des Haares; *w* Wassergewebe; *a* Leitzellen.

auf (s. Zelle *a* und die zwei darunterliegenden). Sie sind offenbar dazu bestimmt, das von dem Haare aufgenommene Wasser dem Wassergewebe *w w* zuzuführen, das dieses dem tiefer gelegenen Assimilationsgewebe weitergibt.

Wird den wassergefüllten Lumina *l* der Scheibenzellen durch die Nachbarzellen des Blattes Wasser entzogen, so schrumpfeln sie trotz des Widerstandes ihrer Membranen, wie Fig. 28 b erkennen lässt, ebenso wie die Zellen des Wassergewebes ein. Dauert die Dürre sehr lange, so verschwinden ihre Lumina zwischen den Membranfalten fast vollständig. Dabei muss aber selbstverständlich

auch die dicke Außenmembran um so stärkere Verbiegungen erleiden, je mehr die Deformation ihrer Zellen fortschreitet. Fällt nun Regen, so wird in den Raum zwischen dem lebenden Blattgewebe und den Haarflügeln *f* sehr schnell Wasser eingesaugt und den Scheibenzellen zugeleitet. Wie Mez gefunden hat, sind aber auf der Unterseite der äußeren Scheibenzellen in der sonst durchweg kutikularisierten Membran kutinfreie Durchlaßstellen, durch die das Wasser rasch hindurchtritt, um den Saugapparat unter dem elastischen Zuge seiner Membranen, und von dort aus auch das Wasser- und Assimilationsgewebe wieder prall zu füllen. So führen diese Pflanzen eine Lebensweise etwa wie unsere Moose und Flechten.

Literaturübersicht.

Aschersonn, Hygrochasie und zwei neue Fälle dieser Erscheinung. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 1892, S. 94.

Beck von Mannagetta, Untersuchungen über den Öffnungsmechanismus der Porenkapseln. Verhandl. d. Zool. Bot. Ges. Wien 1885.

Brodtmann, Funkt. der mechan. Elem. beim Farnsporang. u. d. Anthere. Dissert. Erlangen 1898.

Colling, Bewegungsgewebe der Angiospermenstaubbeutel. Diss. Berlin 1905.

Dihm, Unters. über d. Annulus der Laubmoose. Flora 1894, Ergzgsbd. S. 286.

Eichholz, Untersuchungen über den Mechanismus einiger zur Verbreitung von Samen und Früchten dienender Bewegungserscheinungen. Diss. Berlin 1885.

Goebel, Archegoniatenstudien 1. über d. Laubmooskapsel, Flora 1895, Bd. 80, S. 1 u. 459.

— 2. über die Sporangien von *Selaginella*, Flora 1901, Bd. 88, S. 207.

Hedlund (schwedisch), Bau der schuppenförmigen Haare von Bromeliaceen. Referat im Bot. Centralbl. 1902, Bd. 89, S. 149.

Hirsch, Bewegungsmechanismus des Kompositenpappus. Diss. Berlin 1901.

Kamerling, 1. Zur Biologie u. Physiol. der Zellmembran. Bot. Centralbl. 1897, Bd. 72, S. 49 u. 85.

— 2. Oberflächenspannung u. Kohäsion. Bot. Centralbl. 1898, Bd. 73.

— 3. Bewegungsmechanismus der Lebermooselateren. Flora 1898, Bd. 85, S. 157.

Kronfeld, Verbreitungsmittel der Kompositenfrüchte. Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1885.

Leclerc du Sablon, 1. Recherches sur la déhiscenoe des fruits à péricarpe sec. Annal. des sc. nat. 1884, 6. Sér., T. 18.

— 2. Recherches sur la structure et la déhiscenoe des anthères. Ann. des sc. nat. 1885. 7. Sér., T. 1, S. 97.

— 3. Recherches sur la dissémination des spores des Cryptogames vasculaires. Ann. d. sc. nat. 7. Sér., T. 2, Nr. 1.

Ludwig, Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1895.

Mac Leod, *Veronica arvensis* en *V. serpyllifolia*. Bot. Jaarbock, Dodonaea Gent 1889, S. 91.

Mez, Physiol. Bromeliaceenstudien. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1904, Bd. 40, S. 157.

Dorothea Pertz, On the dispersal of the nutlets in certain Labiates. Natur. Science, Oct. 1894, Bd. V, Nr. 32.

Prantl, Mechanik des Rings am Farnsporangium. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 1886, S. 42.

Rathoy, Über Austrocknungs- und Imbibitionserscheinungen der Cynareen-Involucren. Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1881, 1. Abt., Maiheft.

Remer, Beiträge z. Anatomie u. Mechanik tordierender Grannen bei Gramineen. Diss. Breslau 1900.

A. F. W. Schimper, Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens. Bot. Centralbl. 1884, Bd. 17, S. 321.

Schinz, Untersuchungen über den Mechanismus des Aufspringens der Sporangien und Pollensäcke. Diss. Zürich 1885.

Schrodt, 1. Farnsporangium und Anthere. Flora 1885, Nr. 25—27.
— 2. Neue Beiträge z. Mech. d. Farnsporangien. Flora, 1887, Nr. 12 u. 13.
— 3. Die Bewegungen der Farnsporangien, von neuen Gesichtspunkten aus betrachtet. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 1897, S. 100.
— 4. Zur Öffnungsmechanik der Staubbeutel. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 1901, S. 483.
Schwendener, 1. Über Quellung und Doppelbrechung vegetativer Membranen. Sitzungsber. d. Berl. Akad. 1887, Bd. 34, S. 659.
— 2. Über den Öffnungsmechanismus der Antheren. Sitzungsber. d. Berl. Akad. 1899, VI, S. 101.
— 3. Über den Öffnungsmechanismus der Makrosporangien von *Selaginella*. Sitzungsber. d. Berl. Akad. 1902, Bd. 47, S. 1056.
Steinbrinck, 1. Über die anatom. Ursachen des Aufspringens der Früchte. Diss. Bonn 1873.
— 2. Bot. Zeit 1878, Nr. 26—39.
— 3. Verhandl. d. Naturh. Ver. d. Preuß. Rheinlande. Bonn 1891, Jahrg. 47.
— 4. Festschr. f. Schwendener, Berlin 1899, S. 165.
— 5. Bot. Jaarbock d. Dodonaea, Gent 1896, V, S. 223.
— 6. Physik. Zeitschr. 1901, Bd. II, Nr. 33.
— 7. Flora, 1891, Heft 3. — 1897, Bd 84, Heft 2. — 1903, Bd. 92, Heft 1. — 1905, Bd. 94, Heft 3.
— 8. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. in den Jahrgängen 1883, 1884, 1888, 1895, sowie 1896 bis 1903.
Ursprung, 1. Öffnungsmechanismus der Pteridophytensporangien. Jahrb. f. Wiss. Bot. 1903, Bd. 38, Heft 4.
— 2. Beitr. z. Bewegungsmech. einiger Pteridophytensporangien. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 1904, S 73.
— 3. Über den Bewegungsmech. des Trichia-Capillitiums. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 1906, S. 216.
J. Verschaffelt, 1. Proeve eener Theorie der hygroskopische Bewegungen. Maandblad voor Naturwet. 1891, Nr. 2 u. 3.
— 2. Verspreiding der zaden bij Brunella etc. Bot. Jaarbock Dedonaea, Gent 1890, S. 148.
— 3. Verspreiding der zaden bij Iberis. Bot. Jaarbock Dodonaea, Gent 1891, S. 95.
Weberbauer, 1. Beiträge z. Anat. d. Kapselfrüchte. Bot. Centralbl. 1898, Bd. 73.
— 2. Über die Fruchtanatomie der Scrophulariaceen. Beihefte z. Bot. Centralbl. 1901, Bd. X, Heft 7.
A. Zimmermann, 1. Über mech. Einrichtungen zur Verbreitung von Samen und Früchten. Diss. Berlin 1885.
— 2. Molekular-Physik. Untersuchungen. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 1883, S. 533 u. 1884, S. 124.

Versuche über Entwickelungserregung und Membranbildung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von Hans Kupelwieser.

(From the R. Spreckels Physiolgical Laboratory of the University of California.)

1. Gelegentlich von Versuchen, die ich an der kalifornischen Küste[1]) unter Anwendung von Loeb's Methode über heterogene Hybridisation[2]) anstellte, zeigte es sich, dass Seeigeleier (*Strongylocentrotus purpuratus* und *S. franziscanus*) mit lebendem Samen von *Mytilus* behandelt zur Entwickelung gebracht werden können. Die Furchung kam sowohl im normalen als im alkalischen Seewasser

1) Herzstein Research Laboratory at New Monterey.
2) Loeb, Arch. für die ges. Physiologie Bd. 99 u. 104 und andere Mitteil.

zustande. Die Eier bildeten hierbei keine Membranen und teilten sich anfangs unregelmäßig, nach demselben Entwickelungstypus wie bei künstlicher Parthenogenese durch hypertonisches Seewasser. Oft trennten sich die ersten Furchungskugeln voneinander und entwickelten sich für sich weiter. Erst mit der Erreichung des Blastulastadiums bekam die Entwickelung ein mehr normales Aussehen. Auf diese Weise erhielt ich späte Gastrulae mit den charakteristischen Dreistrahlern, Mesenchymzellen und Pigment, die sich von den durch normale Befruchtung gewonnenen Larven kaum unterschieden.

Die Entwickelung wird durch *Mytilus*-Sperma nicht sofort angeregt, sondern es bedarf einer Zeit der Einwirkung, die um so länger sein muss, je weniger Sperma man zugefügt hat. Während ich bei geringem Spermazusatz erst nach 24 Stunden Zweiteilung erhielt, trat dies bei gewissen höheren Konzentrationen des Spermas viel früher ein, so z. B. bei Zusatz von 0,2—0,5 ccm reinem Sperma zu 50 ccm Seewasser schon in $5^1/_2$ Stunden.

Diese Versuche gelangen höchstens bei einem Drittel der zur Verwendung gekommenen Weibchen und auch hier entwickelten sich selten mehr als 10% der Eier. Immerhin gelang es mehrmals, 50% und 70% aller Eier auf diese Weise zur Entwickelung zu bringen.

2. Bei Verwendung noch höherer Konzentrationen des lebenden Spermas zeigte sich eine andere, nicht minder merkwürdige Erscheinung. Die Eier bildeten dann nämlich Befruchtungsmembranen und zwar genügte hierzu schon eine Expositionsdauer von 5—15 Min. Die Eier, welche Membranen gebildet hatten, zeigten nach ca. 1 Stunde 30 Min. den Monaster[1]) und nach 2 Stunden 10 Min. die Spindel. Die Spindel führt aber nicht zur Zweiteilung und nach ungefähr 6 Stunden konnten (bei Zimmertemperatur) bereits die Anzeichen des Absterbens erkannt werden.

Die Erscheinungen, die als Folge der Membranbildung hier eintreten, sind also genau dieselben, die man bei Anwendung der von Loeb[2]) gefundenen Methode der künstlichen Membranbildung mit Fettsäure erhält.

Eine Reihe von weiteren Versuchen zeigte nun, dass die Membran nicht nur mit lebendem, sondern auch mit totem Sperma hervorgerufen werden kann, ebenso gelang es auch in einer großen Zahl von Versuchen, die Membran mit dem Filtrat von Sperma zu bilden, das vorher durch Temperaturen von 70—100° getötet worden war.

---

1) Dies konnte am lebenden Objekt bei den ziemlich durchsichtigen Eiern von *Strongylocentrotus franziscanus* nachgewiesen werden.

2) Loeb, J., On an improved Method of artificial parthenogenesis (I., II., III., Communication) University of California Publications. Physiology Vol. 2; hierher

Ich verwendete dann auf 70—100° erhitztes und filtriertes Sperma von *Chiton* (2 Spezies), *Asterias ochracea*, *A. capitata*, *Asterina?*, *Strongylocentrotus franziscanus* und schließlich auch der eigenen Spezies. Ich erhielt überall Membranbildung mit denselben Folgeerscheinungen, wie bei Verwendung von *Mytilus*-Samen. Voraussetzung dazu war, dass die Konzentration des Spermas möglichst hoch gewählt wurde. Am besten setzte man die Eier direkt dem gar nicht oder nur wenig verdünnten lebenden Sperma, resp. dem Filtrat von höchstens mit gleichen Teilen Seewasser verdünntem und getötetem Sperma aus. Auf diese Weise erhielt ich in einzelnen Fällen bis zu 90% Membranen.

Ich muss hier besonders betonen, dass diese Versuche durchschnittlich nur bei jedem fünften Weibchen gelangen.

3. Waren schon die auf die Membranbildung folgenden Erscheinungen genau dieselben, ob die Membranen mit heterogenem Sperma oder mit Fettsäure gebildet worden waren, so zeigten die folgenden Resultate diese Übereinstimmung in noch auffallenderer Weise:

a) Brachte ich die Eier sofort nach der Membranbildung durch lebendes Sperma oder Extrakt in den Kälteschrank (ca. 8—10° C.), so zeigten sich in ungefähr 4 Stunden mehrere Zweiteilungen und es entwickelten sich eines oder das andere der Eier bis zur schwimmenden Larve, dasselbe Resultat, welches Loeb nach Membranbildung durch Fettsäure erhalten hatte[1]).

b) Behandelte ich die Eier nach der Membranbildung durch Sperma mit hypertonischem Seewasser, wie Loeb es zur Hervorrufung der künstlichen Parthenogenese (neuere Methode)[2]) angegeben hat, 30—50 Min. lang, so entwickelten sich die Eier vollkommen regelmäßig bis zu schwimmenden Blastulae, genau so, wie wenn die Membran mit Fettsäure gebildet worden wäre.

4. Ich versuchte nun, die beiden von mir gefundenen Methoden, nämlich Membranbildung durch konzentriertes (lebendes oder totes) Sperma und Entwickelungserregung durch lebendes *Mytilus*-Sperma, zu kombinieren, analog der Kombination, Fettsäuremembran und Entwickelungserregung durch hypertonisches Seewasser, mit welcher Loeb so ausgezeichnete Resultate erhielt. Es zeigte sich, dass ich nur dann Entwickelung mit Membranbildung erzielen konnte, wenn ich die Membranen erst hervorrief, nachdem die Eier vorher 3—5

auch: O. u. R. Hertwig, Untersuchungen zur Morphologie u. Physiologie der Zelle. Heft 5, Jena 1887 (Membranbildung durch Chloroform) u. C. Herbst: Biol. Centralbl. Bd. 13, S. 14, 1893 und Mitteilungen aus d. Zool. Stat. Neapel, Bd. 16, 1904 (Membranbildung durch Benzol, Toluol etc.).

1) Nach einer bisher noch nicht veröffentlichten persönlichen Mitteilung.

2) Loeb, J., On an improved Method of artificial parthenogenesis (I., II., III. Communication) University of California Publications. Physiology Vol. 2. — Ich verwendete 50 ccm Seewasser + 8 ccm $2^1/_2$ n NaCl.

Stunden lang dem lebenden, weniger konzentrierten *Mytilus*-Sperma ausgesetzt waren, während es nicht möglich war, die Entwickelung anzuregen, wenn die Membran zuerst gebildet war. Dasselbe ergab sich bei Membranbildung durch Fettsäure; wurde das lebende *Mytilus*-Sperma nach der Membranbildung zugesetzt, so gab es keine Entwickelung; wurden die Eier aber 3—5 Stunden dem Sperma exponiert und nachher die Membranen hervorgerufen, so entwickelte sich ein hoher Prozentsatz, und zwar vollkommen regelmäßig.

5. Bei einem meiner Versuche bildete ich Befruchtungsmembranen mit konzentriertem lebenden *Mytilus*-Samen und fand dann, dass die Membranen bald nach ihrer Entstehung, offenbar durch den Andrang des diesmal besonders lebhaften Spermas, zerrissen wurden. In diesem Falle nun entwickelten sich die Eier mit zerrissenen Membranen (man kann sie an dem hyalinen Saum, der den Dotter begrenzt, erkennen) vollständig regelmäßig, während die Eier, deren Membranen nicht zerrissen waren, zugrunde gingen. Um dieses Resultat nachzuprüfen, wurden Membranen sowohl mit filtriertem Sperma als mit Buttersäure gebildet, die Membranen durch Schütteln zerrissen und nachträglich lebendes *Mytilus*-Sperma zugesetzt; auch diesmal entwickelten sich nur die Eier mit zerrissenen Membranen. Ein Kontrollversuch zeigte, dass sich Eier mit zerrissenen Membranen ohne Zusatz von lebendem *Mytilus*-Samen nicht entwickeln.

Daraus ergibt sich also, dass die Entwickelung durch lebendes *Mytilus*-Sperma nur dann angeregt werden kann, wenn dasselbe in unmittelbaren Kontakt mit der Oberfläche des Eidotters gelangt.

6. Die letztgenannten Beobachtungen verlangten dringend nach einer histologischen Bearbeitung des Materials, um feststellen zu können, ob das Sperma nur an die Oberfläche des Eies gelangt oder ob es eindringt. Diese Untersuchung habe ich eben begonnen, leider erst Anfang Juni, zu einer Zeit, wo hier wenig Seeigel mit brauchbaren Eiern mehr erhältlich sind. Die Experimente, die mir das Material zum Konservieren hätten liefern sollen, fielen numerisch nicht günstig aus. Immerhin habe ich bisher von dem im vorigen Abschnitt beschriebenen Versuche stammendes Material teils in toto, teils auf Schnitten untersucht. In diesem Falle hatten die Eier, wie erwähnt, mit sehr konzentriertem lebenden Samen von *Mytilus* Membranen gebildet, die nachträglich durch den Samen selbst zerrissen wurden. 4 Stunden später, früher als gewöhnlich bei Versuchen ohne Membranbildung, fand ich ca. 6% Zweizellstadien, und zu dieser Zeit wurde ein Teil der Eier konserviert und geschnitten. Von den übrigen Eiern hatten sich nach 22 Stunden ca. 6% zu normalen schwimmenden Blastulae entwickelt.

Ich fand nun auf den Schnitten sowohl wie auf Totopräparaten, dass in sehr vielen Fällen ein und mehr Spermatozoen in die Eier eingedrungen waren. Häufig fand ich das Spermatozoon in unmittelbarer Nähe des Eikerns, Spermakern und Eikern von einer gemeinsamen Strahlung umgeben.

Es ist also sehr wahrscheinlich, dass sich eben diese Eier, in welche ein Spermatozoon eingedrungen war, auch entwickelt hätten. Da der Monaster aber auch dann entsteht, wenn nur die Membran (z. B. mit Spermaextrakt) hervorgerufen worden war, so bleibt es noch fraglich, ob hier die sperma- und eikernumgebende Sphäre auf das Eindringen des Spermatozoon hin entstanden ist, resp. ob auch der Spermaster auftritt. Ferner muss untersucht werden, ob diese Erscheinungen auch bei Entwickelungserregung ohne Membranbildung eintreten. Vor allem aber wird es sich darum handeln, festzustellen, ob Ei und Spermakern miteinander verschmelzen.

Ich hoffe in nächster Zeit gleichzeitig mit der eingehenden Beschreibung meiner Experimente auch weitere Resultate der histologischen Untersuchung mitteilen zu können.

Zur Frage der elektiven Fähigkeiten der Resorptionsorgane.

Von Rudolf Höber in Zürich.

Es ist eine durch tausendfältige Beispiele zu belegende Tatsache, dass verschiedene Zellen von Tieren oder Pflanzen demselben Nährmedium dessen Bestandteile in quantitativ stark verschiedenem Maße entreißen; ich erinnere etwa an die Eigenschaften der Meeresalgen, die die winzigen Mengen Jod, welche im Meerwasser enthalten sind, an sich zu ziehen, oder an die Zellen unserer eigenen Organe, die aus dem gleichen Blutstrom als Leberzellen den Zucker, als Schilddrüsenzellen Jod, als Nierenzellen Harnstoff zu stapeln vermögen. Man sieht in diesen elektiven Fähigkeiten wohl mit Recht den Ausdruck eines speziellen Bedarfs jeder Zelle, wenn man darunter nichts weiter versteht als den Effekt einer Verkettung der Leistungen jeder Zelle, sei es für den Gesamtorganismus, sei es gegenüber der Umgebung, mit dem chemischen Betrieb in ihrem Innern, welcher ihre Leistungen ermöglicht.

Man muss sich aber wohl davor hüten, in der Konstatierung des Zusammenhanges der Elektion mit den besonderen Leistungen bereits eine befriedigende Erklärung für jene zu erblicken; vielmehr erhebt sich bei jedem einzelnen Nachweis einer Auswahl die Frage nach den Mitteln, mit welchen die Zelle sie vollzieht. Diese Frage kann aber nur in einer verschwindend kleinen Anzahl von Fällen bisher ausreichend beantwortet werden, weil wir über den Modus, durch den die meisten normalen Zellbestandteile ins Zellinnere aufgenommen werden, noch gänzlich ununterrichtet sind. Da, wo uns heute schon das Wahlvermögen genügend verständlich geworden

ist, da handelt es sich um eine Auswahl, welche den zumeist gegebenen Verhältnissen nicht vollauf entspricht.

Für eines der bekanntesten Paradigmen einer augenfälligen auswählenden Stapelung, für die von Pfeffer[1]) beschriebene Anhäufung großer Mengen Methylenblau in den Wurzeln von Lemna minor, welche in eine Lösung von 1 Teil Farbstoff in 100 Millionen Teilen Wasser eintauchen ist eine zufriedenstellende Erklärung einerseits darin gelegen, dass das Methylenblau zu den lipoidlöslichen Substanzen gehört, welche die lipoide Plasmahaut der Zellen leicht zu durchdringen vermögen, andererseits darin, dass im Zellsaft der Wurzelzellen Gerbsäure enthalten ist, welche alles eindringende Methylenblau sofort niederschlägt[2]). In analoger Weise ist es für uns verständlich, dass mit Vorliebe von den Bestandteilen des Nervensystems die Narkotika gestapelt werden[3]), weil das Nervensystem von dem vortrefflichen Lösungsmittel für die Narkotika, von den lipoiden Substanzen, besonders reichliche Mengen enthält. Aber dies zweite Beispiel wird schon niemand als vollwertiges Analogon zu der Mehrzahl der Elektionen gelten lassen, welche die natürlichen Vorgänge an der Zelle begleiten. Nicht nur die lipoidlöslichen Narkotika, sondern überhaupt die lipoidlöslichen Stoffe gehören ja zu den seltenen Komponenten der Organismen, und deshalb darf man alle bevorzugten Aufnahmen von lipoidlöslichen Stoffen, wo sie auch konstatiert werden, nicht durchaus als typischen Ausdruck des Wahlvermögens der Zellen ansehen, höchstens als wichtigen Beweis dafür, dass diejenige Stelle, an der der Übergang der Stoffe von der Zellumgebung ins Zellinnere erfolgt, nämlich die Plasmahaut, bei der überwiegenden Zahl von Zellen ähnlich konstruiert ist.

Immerhin ist für das Zustandekommen mancher ganz normaler Elektionen die lipoide Beschaffenheit der Zelloberfläche von grundlegender Bedeutung, so etwa, wenn wir die Blutkörperchen unter verschiedenen ihnen gebotenen Gasen das Kohlendioxyd und den Sauerstoff auswählen sehen; denn mindestens verdankt das erstere, vielleicht auch das zweite seiner Lipoidlöslichkeit die Fähigkeit, ohne weiteres ins Innere der Blutkörperchen vorzudngen.

Dazu kommt freilich noch, gerade so wie in dem vorher zitierten Pfeffer'schen Beispiel, als ein Faktor von viel allgemeinerer Bedeutung für die Elektion das Moment der chemischen Bindung der auszuwählenden Substanz. Denn vieles spricht dafür, dass, ganz entsprechend dem Entstehen des Gerbsäureniederschlages in den Lemnazellen und der Bindung des Kohlendioxyds an die verschiedenen Eiweißstoffe der Blutkörperchen, generell zu den bevorzugten Mitteln der auswählenden Magazinierung die Bildung neuer

---

1) Unters. aus dem botan. Institut zu Tübingen 2, 179 (1886). — Plasmahant u. Vacuolen. 1890, 285.

2) Siehe dazu: Overton. Zeitschr. f. physik. Chem. 22, 189 (1897).

3) Siehe dazu: Pohl. Arch. f. experiment. Pathol. 28, 239 (1891). Gréhant. Compt. rend. de la Soc. de Biol. 1899, 246. Archangelsky. Arch. f. experim. Pathol. 46, 347 (1901).

Verbindungen im Innern der Zellen durch Reaktion mit spezifischen Komponenten derselben gehört. —

Bei meinen Untersuchungen über die den Resorptionsvorgang beherrschenden Kräfte[1]) bin ich nun unlängst auf einen Fall von quantiativem Wahlvermögen gestoßen, mit welchem ich mich in letzter Zeit von neuem beschäftigt habe. Es ist eine bekannte Tatsache, dass, wenn man dem Futter von Kaninchen oder Mäusen anorganische Eisensalze beimengt, alsbald mit Schwefelammonium oder mit Ferrocyankalium und Salzsäure resorbiertes Eisen in den Epithelien der Duodenalzotten nachzuweisen ist. Nun ist für eine große Zahl von Zellen festgestellt worden, dass ihre Oberfläche für die anorganischen Salze undurchlässig ist; ich speziell habe für das Hauptresorptionsorgan der Wirbeltiere, für den Dünndarm, welchem viele aus teleologischen Gründen ohne weiteres ein besonders ausgeprägtes Wahlvermögen zutrauen, nachgewiesen, dass im allgemeinen sein resorbierendes Epithel keine von der Norm abweichende Durchlässigkeiten aufweist, dass z. B. die zu den notwendigen Nahrungsstoffen gehörenden Salze und die Zucker wegen ihrer Lipoidunlöslichkeit ihren Weg ins Körperinnere zwischen den Epithelzellen nehmen müssen, und nicht von diesen aufgenommen und weitergegeben werden, während für den Körper unbrauchbare oder schädliche Stoffe, wenn sie nur lipoidlöslich sind, mit weit größerer Geschwindigkeit durch die Zellleiber hindurch in den Säftestrom gelangen. Deshalb erscheint das Verhalten der Eisensalze von vornherein in einem besonderen Licht und erweckt den Anschein, als ob die Aufnahme des nicht gerade reichlich in der Nahrung enthaltenen, aber doch zum Hämoglobinaufbau unbedingt notwendigen Eisens vielleicht durch besondere Mittel garantiert wird. In dieser Meinung wurde ich durch das Resultat einer Versuchsreihe bestärkt, in welcher auf meine Veranlassung Dr. C. Fuchs das Resorptionsvermögen des Darmes für verschiedene andere Schwermetallsalze (Salze des Co, Ni, Fe, Mn, Bi, Cu, Ag, Pb) untersuchte[2]). Es stellte sich nämlich heraus, dass die Eisensalze eine höchst frappierende Sonderstellung einnehmen, dass die Resorptionsepithelien sich mit ihm wie mit keinem der andern Schwermetallsalze beladen, so dass der Eindruck nur verstärkt wird, dass in dem Resorptionsbild offenbar der Ausdruck eines speziellen Bedürfnisses des Körpers bezw. einer eigenartigen Anpassung der Zelltätigkeit an die Leistungen der blutbildenden Gewebe zu erblicken ist.

Natürlich erhebt sich sofort die Frage nach besonderen Einrichtungen der Epithelien, welche sie zu der spezialisierten elektiven Funktion befähigen. Indessen muss man, scheint mir, von vornherein auch noch eine viel einfachere Möglichkeit für die Lösung des Problems mit ins Auge fassen: es wäre immerhin denkbar, dass die Verwertung des Eisens im Haushalt des Körpers nicht die Ursache für die bevorzugte Resorption im Darm, sondern dass sie

1) Pflüger's Archiv Bd. 70, 74, 86 u. 94.
2) Pflüger's Archiv 94, 337 (1903).

deren Wirkung ist; mit anderen Worten: vielleicht liegt es an besonderen Eigenschaften der Eisensalze, physikalischen oder chemischen, dass sie leichter als andere Schwermetallsalze aufgenommen werden. Damit ergeben sich zwei Methoden, der Sonderstellung des Eisens auf den Grund zu gehen, eine physikalisch-chemische, und eine, die ich als biologische bezeichnen will. Von dieser soll zuerst die Rede sein.

I. Biologische Methode: Diese Methode besteht darin, dass die elektiven Fähigkeiten der Resorptionszellen verschiedener Tiere, deren Schwermetallbedarf ein verschiedener ist, miteinander verglichen werden. Bekanntlich findet man im Gefäßsystem der Wirbellosen „respiratorische Globine", welche nur in der Funktion, nicht in der Zusammensetzung dem Hämoglobin entsprechen. So sind gewisse Klassen der Mollusken und Krustaceen durch den Besitz eines kupferhaltigen Globins, des Hämocyanins, andere Klassen der Mollusken durch den Besitz manganhaltiger „Achroglobine" ausgezeichnet[1]). Wenn man nun von der Ansicht ausgeht, dass die Auswahl des Eisens unter den Schwermetallen von seiten der Resorptionszellen der Säugetiere auf einer Anpassung der Zellleistungen an die Bedürfnisse des Organismus basiert, so darf man vermuten, dass auch für die ausreichende Bildung der anderen, weder an Wirksamkeit noch an Metallgehalt hinter dem Hämoglobin zurückstehenden Globine die Resorptionszellen mit herangezogen werden, dass also etwa bei Gastropoden und Cephalopoden ein Wahlvermögen für Kupfer ausgebildet ist.

Zur Prüfung der Angelegenheit ließ ich durch cand. phil. Lifschütz Fütterungsversuche an *Helix pomatia* und an *Astacus fluviatilis*, deren beider Blut Hämocyanin enthält, mit einer eisen- und einer kupferhaltigen Nahrung vornehmen. Die Metalle wurden in verschiedener Form gegeben; nach den Ergebnissen scheint darauf wenig anzukommen. Das Eisen kam als Eisenchlorid, als kolloidales Eisenoxyd (Ferrum oxydatum saccharatum) und als „Carniferrin", d. i. das durch Fällung der Phosphorfleischsäure mit Eisenchlorid gewonnene Produkt, zur Verwendung. Das Kupfer wurde als Kupfersulfat, als Kupferammoniumsulfat und als eine dem Ferratin analoge Verbindung von Kupfer mit Eiweiß, deren Darstellung wir nach den Angaben von Schwarz[2]) vornahmen, verfüttert. Meistens wurden die Verbindungen in wechselnden Mengen mit Wasser und Stärke zu einem dünnen Brei verrührt. Den Krebsen, welche niemals spontan fraßen, wurde ihr Futter mit Hilfe eines ausgezogenen Glasrohrs direkt in den Kaumagen eingeführt[3]), die Schnecken fraßen die verschiedenen Eisennahrungen gewöhnlich in reichlichen Mengen spontan, verschmähten aber die Kupferpräparate entweder von vornherein oder nach kurzer Zeit

1) Siehe darüber: v. Fürth, Vergleichende chem. Physiologie der niederen Tiere. 1903, S. 43 ff.

2) Arch. f. experiment. Pathol. und Pharmokol. 35, 437. (1895).

3) Siehe dazu: Jordan. Pflüger's Archiv 101, 289 (1904).

und wurden deshalb ebenfalls mehrmals mit einer Glaskapillare, allerdings mit wenig sicherem Erfolg, gefüttert. Außerdem wurden zur Kontrolle Tiere metallfrei ernährt. Nach einer Zeit von 4—14 Tagen, innerhalb deren die Nahrungszufuhr mehrmals wiederholt wurde, wurden die Tiere getötet, ihre Mitteldarmdrüse nach der üblichen Methode in die Hall'sche Mischung von Schwefelammonium, Alkohol und Wasser gelegt[1]) und später geschnitten. Die Schnitte wurden dann entweder noch einmal mit Schwefelammonium oder mit Ferrocyankalium-Salzsäure behandelt. Das Ergebnis der Schnittuntersuchung war, dass in den Resorptionszellen der Mitteldarmdrüse sowohl bei den Krebsen wie bei den Schnecken mit Sicherheit resorbiertes Eisen, mehrmals in reichlichen Mengen, aufzufinden war[2]), während der Nachweis von Kupfer in keinem einzigen Fall bestimmt gelang. Auf das Ausbleiben der Kupferreaktion an der Schneckenleber will ich nicht viel Gewicht legen, weil, wie gesagt, die Kupferfütterung bei den Schnecken meist wenig befriedigend auszuführen war. Die Krebsversuche halte ich aber für beweisend.

Aus dem Ergebnis sind nun vor allem zwei Schlüsse zu ziehen: Erstens ist in dem Hauptresorptionsorgan der Versuchstiere, der Mitteldarmdrüse, trotz des Kupferbedarfs für die Blutbildung eine Begünstigung der Kupferresorption nicht nachzuweisen; natürlich ist damit nicht ausgeschlossen, wenn auch unwahrscheinlich, dass der Kupferimport von einer anderen Körperstelle in ausgiebigerem Maß vollzogen wird. Zweitens — und das ist das wichtigere — gerade so, wie bei den Wirbeltieren, findet auch hier bei den Wirbellosen eine reichliche intrazellulare Eisenresorption statt — man kann nicht sagen: obgleich nicht das geringste Bedürfnis nach Eisen vorhanden ist; denn H. Dohrn[3]) hat auch im Blut vom Flusskrebs einen Eisengehalt von 0,02 Proz. neben 0,03 Proz. Kupfer festgestellt, und nach Dastre und Floresco[4]) enthält das eisenreichste Organ von Helix pomatia, die Leber, in 1 g Trockensubstanz 0,1 mg Eisen, welchem die Autoren oxydative Funktionen zuschreiben. Dennoch kann man wohl behaupten, dass der Kupferbedarf dieser Tiere mindestens nicht hinter ihrem Eisenbedarf zurücksteht; wollte man daher in der deutlichen Eisenresorption den Ausdruck einer Anpassung an die Lebensbedürfnisse sehen, so könnte man nicht begreifen, warum nicht auch das Kupfer reichlich und intrazellular zur Resorption gebracht wird. Deshalb ist es die plausiblere Annahme, in der Elektion der Eisensalze nicht ein Zeichen einer spezialisierten Funktion der Resorptionszellen zu erblicken, sondern den Grund dafür in speziellen Eigenschaften der Eisensalze zu suchen, welche das Eindringen in die in bestimmter, aber nicht

1) du Bois-Reymond's Archiv 1896, 49 u. 142.
2) Siehe auch Jordan, l. c.
3) Nach v. Fürth, Vgl. chem. Physiol. der nied. Tiere.
4) Arch. de Physiol. Série 5, T. 10.

durchweg bekannter Weise organisierten Zellen begünstigen. Natürlich ist zu untersuchen, welcher Art diese präsumptiven, der Resorption dienlichen Eigenschaften der Eisensalze sind. Diese Frage behandelt:

II. Die physikalisch-chemische Methode: Ich habe in einer früheren Abhandlung darauf hingewiesen, dass aus dem Darm von Hunden die lipoidlöslichen Stoffe weit rascher resorbiert werden als die lipoidunlöslichen; in neuerdings ausgeführten größeren Versuchsreihen, über welche bisher noch nicht berichtet ist, habe ich mich auch davon überzeugt, dass die Resorptionsgeschwindigkeit sogar je nach dem Grade der Lipoidlöslichkeit variiert. Ich kann also behaupten, dass ein bestimmter physikochemischer Charakter den Resorptionselementen ein bestimmtes elektives Vermögen zuerteilt. Nun wird eine sehr große Zahl von Beobachtungen vortrefflich unter Zugrundelegung der Hypothese von Overton einheitlich erklärt, dass das lipoide Lösungsmittel in der Zelloberfläche als Grenzmembran angeordnet ist; der Zusammenhang der Resorptionsgeschwindigkeit mit der Lipoidlöslichkeit ist alsdann so zu deuten, dass die lipoidlöslichen Resorptionssubstanzen die Zellleiber zu durchdringen und so ins Körperinnere einzutreten vermögen, während den lipoidunlöslichen Stoffen nur der interzellulare Weg offen steht. Damit ist dann aber auch die hier wesentliche Frage gestellt: Beruht die Resorptionsbegünstigung der Eisensalze vielleicht darauf, dass sie lipoidlöslich, andere Schwermetallsalze dagegen lipoidunlöslich sind? Es ist nicht leicht, die Frage zu entscheiden. Für die Lipoidlöslichkeit des Eisenchlorids spricht von vornherein seine bekannte starke Löslichkeit in Äther, welche die meisten lipoidlöslichen Substanzen auszeichnet. Der direkte Nachweis ist leider durch die Hydrolyse des Eisenchlorids mit Abspaltung von Salzsäure erschwert. Es bleibt nur die Möglichkeit, das Eisenchlorid mit den zwei einzigen, bisher bekannten lipoidlöslichen Schwermetallsalzen, mit dem Quecksilberchlorid und dem Goldchlorid, zu vergleichen, deren direktes Eindringen in die Zellen ich am Darmepithel von Froschlarven nachgewiesen habe[1]). Man könnte also erwarten, dass, wenn die Lipoidlöslichkeit das entscheidende Moment bei der elektiven Resorption des Eisens ist, auch Quecksilber und Gold bei der Resorption bevorzugt werden.

Zur Prüfung dieser Frage wurden weiße Mäuse mit einem Gebäck aus Nutrose, löslicher Stärke, Butter und Kochsalz mit einem Zusatz von 0,04 Proz. Quecksilberchlorid resp. 0,35 Proz. Goldchlorid gefüttert. Die Quecksilbertiere gingen bereits nach 3—4 Tagen zugrunde. Die Goldtiere fraßen dagegen begierig 7—14 Tage lang ihr Futter ohne Zeichen einer Schädigung. In den Dünndarmepithelien der Quecksilbertiere war mit der Hall'schen Lösung keine Spur von Quecksilbersulfid nachweisbar, während bei Tieren, welche drei Tage lang mit einem Futter von entsprechendem Eisengehalt genährt sind, die Resorption höchst evident ist. Immerhin

1) Pflüger's Archiv 86, 199 (1901).

mögen die Versuche wegen der starken Toxizität des Quecksilbersalzes wenig beweisen. Aber auch an den Därmen der Goldtiere war bei Behandlung mit Schwefelwasserstoffwasser-Alkohol keine Metallaufnahme in die Zellen nachzuweisen. Das beweist nun nicht etwa, dass trotz Lipoidlöslichkeit Quecksilber- und Goldchlorid nicht in die Epithelien der Maus einzudringen vermögen, auch die stark färbenden lipoidlöslichen Farbbasen und ihre Salze bekommt man gewöhnlich nicht unmittelbar im Protoplasma zu sehen, sondern nur, wenn farbstapelnde Granula in der Zelle enthalten sind —; es beweist nur, dass keinesfalls die Lipoidlöslichkeit für sich allein genügt, um die elektive Aufnahme des Eisens zu erklären. Ich halte es für das Wahrscheinlichste, dass sich zur Lipoidlöslichkeit der Plasmahaut des Eisensalzes eine besondere chemische oder physiko-chemische Beziehung zu bestimmten Komponenten im Protoplasma gesellt, und dass dadurch die auffällige Anhäufung des Eisens in den Zellen zustandekommt. Die Verhältnisse lägen dann ganz ähnlich wie bei der anfangs erwähnten Lemnawurzel, bei der die Lipoidlöslichkeit zunächst über die Farbstoffaufnahme entscheidet, und dann die zu anderen Zwecken im Zellsaft anwesende Gerbsäure durch Niederschlagsbildung die Stapelung des einmal eingedrungenen Farbstoffes vornimmt.

Das ist allerdings nur eine Vermutung. Dagegen halte ich es für einen positiven Gewinn, dass nach dem Ergebnis des ersten Teiles dieser Untersuchung die Ursache für die elektive Resorption des Eisens mindestens zu einem Teil aus dem dunklen Gebiet der Zelle in das zugänglichere der Eigenschaften der Eisensalze herauszuverlegen ist, da ja der Zusammenhang der elektiven Resorption mit einer besonderen Adaptation der Zellen an das Bedürfnis des Körpers unwahrscheinlich erschien.

Neuere und neueste Schilddrüsenforschung.

Von Oskar Schulz in Erlangen.

Wer sich mit der Literatur über die Physiologie der Schilddrüse beschäftigt, gewinnt sehr bald die Überzeugung, dass unsere gegenwärtige Kenntnis von den Aufgaben und Leistungen dieses Organs ganz wesentlich der klinischen Medizin zu danken ist. Die Physiologen haben es an eingehenden Experimentaluntersuchungen sicherlich nicht fehlen lassen, sie haben vollständige und unvollständige Thyreoidektomien, Transplantationen der Drüse und andere Operationen in nicht mehr zu übersehender Anzahl ausgeführt, sie haben sich die hierhergehörigen anatomischen, histologischen und chemischen Arbeiten zunutze gemacht; aber sie hätten die Lehre von der Schilddrüse in so kurzer Zeit nicht so weit zu fördern vermocht, wenn ihnen nicht die klinischen Erfahrungen über Myxödem und Basedow'sche Krankheit, über Kretinismus und über die

Folgen der Strumektomien zustatten gekommen wären. Andererseits haben die Tierversuche besonders den Chirurgen mancherlei wertvolle Aufschlüsse gebracht und die operative Therapie der Kropfgeschwülste erfolgreich beeinflusst. So darf man ohne Übertreibung vielleicht sagen, dass in den letzten fünfundzwanzig Jahren auf keinem Spezialgebiet experimentelle Physiologie und klinische Medizin so sehr einander angeregt und gefördert haben wie auf dem Gebiet der Schilddrüsenforschung.

Die erste auf die Lebenswichtigkeit der Schilddrüse hinweisende Beobachtung findet sich in der im Jahre 1859 publizierten Arbeit von Moritz Schiff „Über die Zuckerbildung in der Leber und und den Einfluss des Nervensystems auf die Erzeugung des Diabetes". Gewiss fehlt es in den früheren Arbeiten über die Schilddrüse nicht an zuverlässigen und wertvollen Befunden; allein die Schlüsse, die man daraus zog, und die Lehren, die man darauf gründete, erscheinen uns heute im großen und ganzen als phantastische Spekulationen. Erst die von Schiff konstatierte auffällige Tatsache, dass die Totalexstirpation der Schilddrüse bei Hunden oft den Tod der Tiere unter seltsamen Erscheinungen nach sich ziehe, bahnte eine richtigere Würdigung dieses Organs an.

Merkwürdigerweise blieb jene experimentell-physiologische Untersuchung von Schiff eine längere Reihe von Jahren so gut wie unbeachtet, bis spätere klinische Erfahrungen die Aufmerksamkeit darauf zurücklenkten.

Im Jahre 1873 beschrieb William Gull, unter schärferer Präzisierung der charakteristischen Symptome, das in der Folgezeit als Myxödem bezeichnete Leiden zum erstenmal als eine eigene Krankheit. Die Hauptkennzeichen der neuen Krankheitsform sah er in der eigenartigen, von dem gewöhnlichen Ödem verschiedenen Anschwellung der Haut und in dem höchst bemerkenswerten Verfall der geistigen Fähigkeiten, in einer allmählich zunehmenden geistigen Schwäche, die sich sogar bis zu völliger Verblödung steigern konnte. Veränderungen der Schilddrüse, die bei seinen Patienten zweifellos vorgelegen haben, scheinen ihm entgangen zu sein.

Einige Jahre später (1878) hat dann zuerst W. M. Ord auf die pathologischen Veränderungen der Schilddrüse bei der von Gull beschriebenen Krankheit hingewiesen, nachdem ihm bei einem zur Sektion gekommenen Fall die ausgesprochene Atrophie der Drüse aufgefallen war. Ord war es übrigens auch, der der neuen Krankheit mit Rücksicht auf die dabei auftretende schleimige Durchtränkung der Haut den Namen Myxödem gab. Diese Bezeichnung hat bald allgemein Eingang gefunden und den schon früher von Charcot vorgeschlagenen Krankheitsnamen Cachexie pachydermique verdrängt.

Nach der ersten Mitteilung von Ord, der bald noch die Ver-

öffentlichung weiteren kasuistischen Materials folgte, beginnt das Interesse der Ärzte für die mit der Atrophie der Schilddrüse in Zusammenhang stehenden krankhaften Zustände zu wachsen. Aber erst die in den Jahren 1882 und 1883 publizierten Arbeiten der Chirurgen Kocher und Reverdin bringen die Schilddrüsenfrage vollends in Fluss. Das Thema, mit dem sich bis dahin nur vereinzelte Forscher beschäftigt hatten, wird fast mit einem Schlage „aktuell", und die Literatur darüber schwillt in kurzer Zeit derart an, dass es Mühe kostet, ihr zu folgen. Es ist eher zu niedrig als zu hoch gegriffen, wenn man die Zahl der hier in Betracht kommenden Publikationen aus den Jahren 1880—1900 auf etwa 1000 veranschlagt. Unter diesen Umständen gestaltet sich gegenwärtig für jeden, der sich mit der Schilddrüsenfrage beschäftigt, die kritische Verwertung des vorliegenden literarischen Materials zu einer recht mühevollen Aufgabe, und es ist nur zu begreiflich, dass die meisten neueren Untersuchungen, auch wenn sie nur eine enger umgrenzte Detailfrage behandeln, von vornherein auf Vollständigkeit in den Literaturangaben verzichten.

Kocher und Reverdin hatten, unabhängig voneinander, bei Menschen, denen die Schilddrüse wegen kropfiger Entartung total exstirpiert worden war, auch nach völlig ungestörter Verheilung der Operationswunde schwere allgemeine Störungen eintreten sehen. Diese Störungen stimmten so sehr mit dem Bilde des Myxödems überein, dass Reverdin die Bezeichnung postoperatives Myxödem dafür wählte. Für Kocher stand bei seinen Patienten der allgemeine körperliche und geistige Verfall im Vordergrund, er nannte daher den durch die Operation hervorgerufenen krankhaften Zustand strumiprive Kachexie. Beide Bezeichnungen kommen auf dasselbe hinaus, beide enthalten die gleiche Entdeckung. Was Schiff fünfundzwanzig Jahre zuvor für den Hund festgestellt hatte, galt nach Reverdin und nach Kocher auch für den Menschen. Kein Zweifel, dass die beiden Schweizer Chirurgen die ersten gewesen sind, die auch für den Menschen den ätiologischen Zusammenhang von Thyreoidektomie und den in kürzerer oder längerer Frist ihr folgenden sehr bedrohlichen Krankheitserscheinungen mit voller Überzeugung verfochten haben. Der Wert dieser für die Pathologie des Menschen grundlegenden Entdeckung wird weder dadurch geschmälert, dass ihre Richtigkeit erst durch weitere Forschungen in den folgenden Jahren völlig sicher erwiesen werden musste, noch dadurch, dass gelegentlich auch schon früher von einzelnen Ärzten allerlei üble Symptome und schwere andauernde Schädigungen im Gefolge von Kropfoperationen gesehen und beschrieben worden waren. Im Bereiche der Lebensvorgänge, der normalen wie der pathologischen, ist es mit der bloßen Konstatierung einer noch nicht bekannten Tatsache nicht immer getan, mag auch die Tat-

sache später einmal eine noch so große Bedeutung gewinnen. Nicht gar so selten ist die höher einzuschätzende Leistung, die wissenschaftliche Hauptarbeit vielmehr die richtige Einreihung der neuen Beobachtung in den vorhandenen Wissensbestand, ihre logische Verknüpfung mit schon bekannten und gedeuteten Tatsachen und anerkannten Lehrsätzen, ist das, was man gewöhnlich die „Erklärung" einer Tatsache nennt. Gerade in der gesamten Biologie und wissenschaftlichen Medizin ist es Regel und sollte es Regel bleiben: Nicht wer etwas Neues sieht, wird dadurch schon zum Entdecker, sondern der erst, der zu seinem Funde selbst Stellung zu nehmen vermag. Für die Richtigkeit dieser Unterscheidung finden wir in der Geschichte der speziellen Pathologie des Menschen eine Reihe guter Beispiele. Noch immer bieten die wechselvollen Krankheitsbilder dem beobachtenden Arzt neue Züge. Sehen wird sie mancher, aber sie sehen und neue Erkenntnis daraus schöpfen wird nur der, dem aus der Wiederkehr zusammengehöriger Merkmale eine Gesetzmäßigkeit entgegentritt. Wie bedeutungsvoll gerade in der klinischen Pathologie der Unterschied zwischen „sehen" und „sehen" ist, das hat vor mehr als zehn Jahren einmal A. v. Strümpell[1]) in einer Sitzung der Erlanger physikalisch-medizinischen Sozietät mit voller Anschaulichkeit geschildert. In seiner Gedächtnisrede auf J. M. Charcot wurde er der eigenartigen Begabung des ausgezeichneten Pariser Klinikers und Neuropathologen dadurch gerecht, dass er ihn als einen wahren Seher schilderte. Charcot's Seherauge erkannte in Symptomen, die wegen ihres auffallenden Charakters schon oft von Ärzten beobachtet und studiert worden waren, die Merkmale eines spezifischen Krankheitsprozesses. Wo andere vor ihm nur einen verwirrenden Komplex krankhafter Störungen des Nervensystems gesehen hatten, sah Charcot synthetisch die Typen zusammengehöriger Krankheitserscheinungen. Und so wurde er, weil sein Scharfblick über die bloße Beobachtung hinaus vor anderen auch die die Erscheinungen verknüpfenden Fäden sah, zum Schöpfer neuer Krankheitsbilder, zum wirklichen Entdecker. Wie weit er sich dabei auf übernommene Erfahrungen und wie weit auf eigene Feststellungen stützte, kommt hier für uns nicht in Betracht: die Größe seiner wissenschaftlichen Entdeckungen beruht auf einer genialen Synthese des gesamten gegebenen tatsächlichen Materials, oder besser, jede seiner Entdeckungen ist nichts anderes als eine solche Synthese.

Mit diesem breiter ausgeführten Beispiel aus einem anderen Forschungsgebiet wollte ich darlegen, wie meiner Meinung nach die wichtigsten Arbeiten über die Physiologie und Pathologie der Schilddrüse zu beurteilen sind. Natürlich hat es auch vor Kocher

1) Sitzungsber. der phys.-med. Sozietät in Erlangen 26 (1894), 1 ff.

und Reverdin eine Fülle sicherer und wertvoller Erfahrungen über Kropf und Kropfoperationen, über Kretinismus und Hypothyreoidismus gegeben, es wäre ja zu verwundern, wenn es bei der Häufigkeit der Schilddrüsenerkrankungen und -bildungsanomalien anders wäre. Allein vor Kocher und Reverdin hat doch niemand die fundamentale Bedeutung der Schilddrüse auch für den Menschen erkannt! Die Schaffung der neuen Krankheitstypen der strumipriven Kachexie und des postoperativen Myxödems waren zweifellos bahnbrechende Entdeckungen. Sie ermöglichten mit einem Male ein großes Gebiet ätiologisch dunkler Erscheinungen von einem Gesichtspunkte aus zu betrachten und haben fortwirkend die klinische und die experimentell-physiologische Forschung in einer geradezu erstaunlichen Weise zu weiteren Untersuchungen angeregt. Wenn wir heute so weit sind, zu sagen: Der Schilddrüsenapparat ist auch für den Menschen schlechthin lebenswichtig, so ist diese Erkenntnis in letzter Linie nur der Ausfluss jener Entdeckungen.

Sehr bald nach der Veröffentlichung der Arbeiten von Reverdin und von Kocher setzt bei Chirurgen und Physiologen eine lebhaftere Beteiligung an der Schilddrüsenforschung ein. Ein flüchtiger Blick auf die einschlägige Literatur lässt schon vermuten, dass sich hier die Wirkung eines mächtigen Impulses geltend macht. Die Kurve der literarischen Produktion schnellt augenfällig in die Höhe. Schon das Jahr 1884 bringt eine ganze Reihe von Mitteilungen, die meisten von Chirurgen, eine von einem Physiologen, und zwar von M. Schiff. Es erscheint fast selbstverständlich, dass gerade Schiff die neuen klinischen Erfahrungen unverzüglich aufgriff. Waren sie doch eine Bestätigung dessen, was er schon bei seinen Tierversuchen aus den fünfziger Jahren gesehen hatte. Er nahm jetzt diese früheren Versuche an Hunden und Katzen wieder auf, vervollkommnete sie, besonders auch in der Operationstechnik, und dehnte sie auf Kaninchen und Ratten aus. Außer Thyreoidektomien nahm er auch Transplantationen der Schilddrüse in die Bauchhöhle vor, um zu zeigen, dass die Funktion der Drüse nicht etwa mit irgendwelchen anatomischen Beziehungen zu den übrigen Gebilden der Halsregion in Zusammenhang stände. Die sogenannte Regulationstheorie, die übrigens durch die Schiff'schen Versuche noch keineswegs abgetan wurde, behauptete ja, die Schilddrüse sei als Schutzventil in den das Gehirn versorgenden Blutstrom eingeschaltet.

Im großen und ganzen konnte Schiff in seinen neuen Versuchsreihen nur die Ergebnisse seiner früheren Untersuchung bestätigen. Hunde und Katzen gingen nach totaler Thyreoidektomie unter Krämpfen oder anderen schweren Symptomen von seiten des Nervensystems unfehlbar zugrunde; Kaninchen und Ratten ließen

dagegen meistens keine bedrohlichen Nachwirkungen der gleichen Operation erkennen.

An Nagern hatte Schiff früher keine Versuche angestellt. Jetzt konstatierte er die wichtige Tatsache, dass die Thyreoidea für Nager durchaus nicht dieselbe physiologische Bedeutung besitze wie für Karnivoren.

Die Mitteilungen der Chirurgen aus dem Jahre 1884 stimmen zum Teil mit Schiff überein, zum Teil weichen sie erheblich von ihm und voneinander ab. Besonders hervorzuheben ist, dass P. Bruns gegen die Zulässigkeit der totalen Entfernung der Schilddrüse beim Menschen Stellung nahm. Er bezeichnete diesen Eingriff als physiologisch unzulässig, da die postoperative Kachexie sicherlich durch den Ausfall einer spezifischen Funktion der Schilddrüse bedingt sei. In den übrigen Arbeiten finden wir recht widerspruchsvolle Angaben. Aber diese Widersprüche in den tatsächlichen Befunden und die Differenzen in den Schlussfolgerungen regen zu immer neuen Nachprüfungen der strittigen Punkte an. Zu den schon behandelten Einzelfragen treten neue, und mit den neuen Fragen treten wiederum neue Widersprüche in den Lösungen auf. Bei dem großen Interesse, das eine wissenschaftlich wohl begründete Therapie der Kropfgeschwülste und der thyreogenen Krankheiten überhaupt beanspruchen darf, können diese Kontroversen gar nicht unfruchtbar bleiben. Von allen Seiten finden die aufgeworfenen Fragen eifrigste Bearbeitung. Klinische, experimentelle, histologische, vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Schilddrüse und ihre physiologischen Aufgaben gewinnen in der Literatur immer breiteren Raum: so wird die Schilddrüse in kurzer Zeit ein im besten Sinne modernes, viel bearbeitetes Forschungsobjekt.

Das ist, in kurzer Darstellung, der Entwickelungsgang der Schilddrüsenforschung bis zu dem Punkt, wo sie aus ihrem engeren Rahmen heraustrat und das Interesse der Gesamtmedizin in Anspruch nahm. Die Physiologie darf sich das Verdienst zusprechen, nicht an letzter Stelle diese Entwickelung gefördert zu haben: ein Physiologe war es, der zuerst auf die Lebenswichtigkeit der Schilddrüse hinwies. Fand auch die erste Arbeit von Schiff nicht gleich die ihr gebührende Beachtung, so haben seine beiden Mitteilungen aus dem Jahre 1884 um so nachhaltiger zu weiteren experimentell-physiologischen Untersuchungen über die Schilddrüse angeregt.

Die Bevorzugung der Schilddrüsenforschung hat etwa zwanzig Jahre angehalten. Was in dieser Zeit geleistet worden ist, will ich hier nicht schildern. Alles in allem genommen, hat unsere anatomische und physiologische Kenntnis der Schilddrüse außerordentliche Fortschritte gemacht, und diese Fortschritte sind in der praktischen Medizin segensreich zur Geltung gekommen. Die Therapie der

Schilddrüsentumoren, der Basedow'schen Krankheit, des Myxödems und des infantilen Kretinismus kann Erfolge aufweisen, an die früher kein Arzt denken konnte, und die nur durch ausgiebige experimentelle Vorarbeit ermöglicht wurden. Wieder einmal hat sich die Vivisektion als ein unersetzlicher Wegweiser zu wahrhaft förderlicher Erkenntnis und zugleich zu rettenden Heilmethoden bewährt. Angesichts der hier vorliegenden engen Verknüpfung von wissenschaftlichem vivisektorischem Experiment und praktischer Heilkunde drängt sich uns — ungerufen — der Gedanke an den noch immer nicht zur Ruhe kommenden blinden Ansturm gegen den Tierversuch auf. Wer hier den wahrhaft humanen Geist, der die Tierversuche diktierte, begreifen will, kann es; medizinische Fachbildung gehört nicht dazu. Eine ganze Gruppe schwerer, hoffnungsloser Krankheiten wird durch das Tierexperiment ätiologisch aufgeklärt und damit eine Epoche neuer Heilerfolge eingeleitet: man sollte meinen, kein unbefangener Laie könne sich gegen die deutliche Sprache dieser Tatsachen verschließen. Aber freilich, die unbefangenen sind es ja nicht, die die physiologische Methode agitatorisch bekämpfen.

Seit einigen Jahren ist augenscheinlich die Vorliebe für Experimentaluntersuchungen über die Schilddrüse zurückgegangen. Ich glaube, nicht zum Schaden der Sache. Die Kritik ist mit den vorliegenden Ergebnissen experimenteller Arbeiten noch keineswegs im reinen, und mit kurzdauernden Versuchsreihen, wie sie in den achtziger und neunziger Jahren in so großer Zahl ausgeführt wurden, ließe sich jetzt nicht mehr viel erreichen. Ich habe schon früher[1]) darauf hingewiesen, dass die Beobachtungen an thyreoidektomierten, zunächst von Tetanie verschont bleibenden Tieren viele Monate lang fortgesetzt werden müssen. Die Lebenswichtigkeit des gesamten Schilddrüsenapparates für den Menschen und für Hund und Katze bedarf zwar keines neuen Beweises mehr, wohl aber haben wir uns noch damit zu beschäftigen, was denn die einzelnen anatomisch gesonderten Teile dieses Apparats zu leisten vermögen. Hat Erdheim[2]) recht, wenn er behauptet, auch beim Menschen sei, wie bei der Ratte, die Tetanie nur durch den Verlust der Epithelkörperchen bedingt, und wenn er verlangt, die Bezeichnung Tetania strumipriva sei durch Tetania parathyreopriva zu ersetzen? Kurzerhand lassen sich solche Fragen nicht entscheiden. Nicht allein dass die Beobachtung jedes Falles möglichst lange auszudehnen ist, auch die Operationstechnik muss subtiler sein und jede Sektion muss minutiös ausgeführt werden. Bei der Operation subtile anatomische Abgrenzung dessen, was man exstirpieren will, bei der

1) Sitzungsber. d. phys.-med. Sozietät in Erlangen 32 (1900), 39.
2) Münch. med. Wochenschr. 1906, 1282.

Sektion minutiöse Absuchung der Halsregion bis hinauf über das Zungenbein[1]) und hinunter bis zur Brustapertur, ferner in der Brusthöhle[2]) Absuchung des mediastinalen Bindegewebes und der großen Gefäße, besonders der Aorta bis zum Herzen und auch noch innerhalb des Herzbeutels, und Entnahme aller irgendwie verdächtig erscheinenden Knötchen zur histologischen Untersuchung: das ist alles ganz unerlässlich bei Versuchen, aus denen man sichere Schlüsse ziehen will. Ich habe wiederholt bei den Sektionen, auf die es mir ankam, die Hilfe eines Anatomen in Anspruch genommen und habe es mehr als einmal erfahren, dass vier Augen, besonders wenn zwei „anatomische" darunter waren, mehr sehen und finden als zwei. Dass auch bei der sorgfältigsten Sektion noch etwas übersehen werden kann, ist natürlich zuzugeben. Theoretisch ist das Verfahren von Erdheim dem makroskopischen Absuchen der zu berücksichtigenden Regionen gewiss überlegen. Erdheim hat bei seinen Versuchstieren (Ratten) die erforderliche anatomische Kontrolle über die von ihm ausgeführten Operationen in der Weise geübt, dass er nach Schluss jedes Versuches die Halsorgane in komplette Schnittserien zerlegte. Auch beim Menschen — mehrere Fälle von partieller Strumektomie, die einer typischen Tetanie erlagen, gaben Anlass zu genauer anatomischer Nachuntersuchung der Halsregion — hat er dies Verfahren angewendet; die Halsorgane lieferten in einem Fall eine komplette Serie von über 10000 Schnitten. Das ist sehr mühevoll und vielleicht nicht in jedem Fall praktisch durchführbar. Wo es aber durchführbar ist, ermöglicht es wohl die sicherste Kontrolle über die etwa noch vorhandenen bezw. bei der Operation absichtlich oder unabsichtlich zurückgelassenen Teile des Schilddrüsenapparates. Diese Zerlegung des ganzen zu prüfenden Organkomplexes in lückenlose Schnittserien erinnert an die anatomische Kontrolle der sogenannten Totalexstirpation des Pankreas. Auch da bleibt, wie Pflüger's strenge Kritik in seinen Untersuchungen über den Pankreasdiabetes dargelegt hat, nichts anderes übrig, als Duodenum und Mesenterium in Schnittserien zu zerlegen und durch die mikroskopische Untersuchung der Schnitte zu konstatieren, ob das Pankreas wirklich restlos exstirpiert worden ist oder nicht.

Die in dem ersten Jahrzehnt der modernen Schilddrüsenforschung dominierende Operation, die Entfernung der leicht auffindbaren und gut abgegrenzten Thyreoidea, hat mehr und mehr spezialisierteren Eingriffen Platz gemacht. Epithelkörperchen und

1) Über das Vorkommen von akzessorischen Schilddrüsen in der Zunge selbst habe ich keine Erfahrung, halte aber die Untersuchung der Zunge von der Basis bis zum Foramen caecum in allen zweifelhaften Fällen für geboten.

2) Erdheim hat, wie das Ref. über seine Arbeit angibt, in der Thymus des Kaninchens zahlreiche — bis 32 — akzessorische Epithelkörperchen gefunden.

akzessorische Schilddrüsen sind es, um die es sich jetzt bei der Mehrzahl der operativen Tierversuche handelt. In der Regel steht nicht mehr die Lebenswichtigkeit der Thyreoidea in Frage, sondern die Rolle der Nebenapparate, besonders ihre Fähigkeit, gegebenenfalls zu proliferieren und als Ersatz für die Hauptdrüse einzutreten. Aber die operativen Versuche beherrschen das ganze Gebiet überhaupt nicht mehr allein. Neben ihnen ist ein ganz anderes Untersuchungsverfahren zur Geltung gekommen, das ist die Untersuchung derjenigen Substanzen und Präparate, mit denen die thyreogenen Krankheiten und Entwickelungsstörungen und die schlimmen Folgen mancher Kropfoperationen bekämpft werden können.

Der Gedanke, für den Ausfall der Schilddrüse Ersatz zu schaffen und dadurch den bedrohlichen thyreopriven Erscheinungen vorzubeugen, findet sich schon bei Schiff. Seine Transplantationsversuche (1884) sind die erste Ausführung dieses Gedankens. Kleineren thyreoidektomierten Hunden brachte er unter strenger Aseptik die frisch entnommene Schilddrüse größerer Hunde in die Bauchhöhle, und es gelang ihm dadurch in der Tat, die Tiere längere Zeit am Leben zu erhalten. Dieser Erfolg trug einige Jahre später dazu bei, dass H. Bircher (1889) das Verfahren auch beim Menschen anwendete, und zwar, indem er zu Heilzwecken bei einer Myxödemkranken eine frisch exstirpierte menschliche Schilddrüse in die Bauchhöhle implantierte. Auch dieser Versuch hatte einen zweifellosen, freilich nur vorübergehenden Erfolg. Als dann noch V. Horsley (1890) dafür eintrat, bei Myxödemkranken nicht die Schilddrüse vom Menschen, sondern die vom Schaf oder Affen einzupflanzen, war dieser Art von Organtherapie der Weg gebahnt. Da die Ausführung des Verfahrens aber selbst in einer chirurgischen Klinik noch auf Schwierigkeiten und Bedenken stoßen kann, so ist seine Anwendung doch immer nur eine beschränkte geblieben. Einen wesentlichen Fortschritt bedeutete es, als von G. R. Murray der Übergang von der Organ- zur Organsafttherapie gefunden wurde. Dasselbe, was bei Myxödem die subkutan oder intraperitonäal implantierte Schilddrüse leistete, das leistete, wie Murray zeigte, auch die Injektion von Schilddrüsenextrakt. Kalb- oder Hammelschilddrüsen, frisch unter allen erforderlichen Kautelen entnommen, zerquetscht, zerrieben und mit Karbolglyzerin extrahiert, lieferten ein Extrakt, das sich in der Therapie des Myxödems ausgezeichnet wirksam erwies. Freilich, ein Übelstand war dabei, das waren die Nebenwirkungen der subkutanen Applikation. In nicht ganz wenigen Fällen wurden an den Injektionsstellen allerlei unwillkommene lokale Entzündungen hervorgerufen. Die Anwendung des Murray'schen Extraktes war also zum mindesten doch nicht ganz einwandfrei, und da man nicht jedesmal vor dem Gebrauch erst durch Vorversuche seine Reinheit feststellen konnte, so suchte man von neuem

nach einer ganz gefahrlosen Art der Einverleibung von Schilddrüse oder Schilddrüsenextrakt. Man suchte — und fand, was scheinbar am nächsten lag, zuletzt: die Einverleibung per os, sei es nun der frischen Drüsensubstanz, sei es irgendwelcher Extrakte oder Trockenpräparate der Drüse. Im Jahre 1892 sind die ersten erfolgreichen Versuche mit frischer Schilddrüse vom Schaf, die mit der Nahrung gereicht wurde, bei Myxödemkranken gemacht worden, und seitdem hat sich sowohl beim physiologischen Experiment wie bei der klinischen Krankenbehandlung die Einführung der verschiedenartigsten Schilddrüsenpräparate vom Munde aus als ein nahezu gefahrloses und durchaus wirksames Verfahren je länger je mehr bewährt. Dass man nicht früher schon zu diesem bequemen Modus gegriffen hatte, lag an dem Bedenken, das die chemischen Vorgänge bei der Verdauung und Resorption einflößten. Mutmaßlich war das wirksame Prinzip der Schilddrüse ein recht labiler Körper, der den lebhaften Reaktionen im Magen-Darmkanal nicht ausgesetzt werden durfte. Dieses Bedenken nun hat sich als unbegründet erwiesen, die wirksamste, chemisch bedeutungsvollste Substanz der Schilddrüse ist sogar relativ beständig.

Hatte schon Murray gezeigt, dass mit einem passenden Extraktionsmittel (Glyzerin) ein therapeutisch brauchbares Drüsenextrakt aus dem Organ gewonnen werden kann, so wurde nunmehr, nach dem günstigen Ausfall der Fütterungsversuche, eine ganze Reihe von neuen Präparaten für die Darreichung per os dargestellt. Diese Präparate waren teils nichts anderes als getrocknete und gepulverte Drüsensubstanz, teils waren es flüssige Extrakte, teils aus den Extrakten niedergeschlagene und getrocknete Fällungen. Die letzte Form, die für den praktischen Gebrauch sehr bequem ist, hat sich wohl am meisten eingebürgert, zu ihr gehören auch die bekannten Präparate Thyraden und Thyroidin. Das Thyraden, dessen spezifische Wirkungen ich seit einigen Jahren bei thyreoidektomierten Hunden verwerte und verfolge, wird aus Schweineschilddrüsen gewonnen: die Drüsen werden bei gewöhnlicher Temperatur mit physiologischer Kochsalzlösung extrahiert, die in Lösung gegangenen Substanzen werden wieder abgeschieden, getrocknet und mit Hilfe eines indifferenten Zusatzes in Tablettenform gebracht. Die Dosierung wird dabei so gewählt, dass eine Tablette 0,3 g frischer Schilddrüse entspricht. Ich habe über die Wirkung des Thyradens bei der Bekämpfung thyreopriver Erscheinungen einige Erfahrungen gesammelt, die an anderer Stelle mitgeteilt werden sollen, hier will ich nur bemerken, dass mir die Tabletten wiederholt gute Dienste gegen die stürmischen Tetanieanfälle bei entdrüsten Hunden geleistet haben.

Alle diese mehr oder minder bewährten festen und flüssigen Schilddrüsenpräparate schienen das Feld räumen zu müssen, als

E. Baumann das konstante Vorkommen von Jod[1]) in der Schilddrüse entdeckte und die Jodsubstanz in Gestalt des sogenannten Jodothyrins fast in der Reinheit eines einheitlichen chemischen Individuums isolierte. Wie mit einem Schlage erschien durch diese glänzende Entdeckung die ganze Schilddrüsenfrage gelöst. Jetzt hatte man endlich das gesuchte wirksame Prinzip in Händen, jetzt brauchte man keine undefinierbaren Extrakte und kein Haschee von frischen Drüsen mehr, jetzt dosierte man einfach Jodothyrin und hatte damit die Herrschaft über Tetanie, Myxödem und Kretinismus gewonnen. Leider erfüllten sich alle diese Erwartungen nur zum Teil. Baumann[2]) selbst hat, gestützt auf die in Gemeinschaft mit Goldmann ausgeführten Versuche, noch geglaubt, das Jodothyrin sei imstande, die Funktion der fehlenden Schilddrüse zu ersetzen. Dem ist aber nicht so. Schon Gottlieb[3]) war durch experimentelle Prüfung der Frage zu dem Schluss gekommen, das Jodothyrin allein könne thyreoidektomierte Tiere nicht am Leben erhalten, wohl aber sei dies durch Schilddrüsenextrakte, z. B. durch Thyraden, das nichts anderes sei als die Trockensubstanz eines Extraktes, möglich. Dann aber hat H. Stabel[4]) in lang ausgedehnten Versuchsreihen sowohl das Jodothyrin wie das Thyraden sehr gründlich auf die Fähigkeit, thyreoidektomierte Hunde vor tödlicher Tetanie zu schützen, untersucht. Von seinen Resultaten, die auch heute noch im wesentlichen zu Recht bestehen, hebe ich die bezeichnenden Sätze heraus: Er findet, „dass die Folgeerscheinungen nach totaler Schilddrüsenexstirpation bei Hunden auch durch große und dauernde Gaben von Jodothyrin nicht mit Sicherheit aufgehoben werden können"; ferner, im Gegensatz zu Gottlieb, „dass auch das Thyraden nicht imstande ist, schilddrüsenlose Hunde dauernd am Leben zu erhalten". Aus den Schlussbemerkungen entnehme ich noch folgendes: „Die therapeutische Verwertbarkeit beider Mittel am Menschen wird von ihren negativen Erfolgen bei thyreoidektomierten Hunden in keiner Weise berührt." Gegen diese Sätze ist nichts einzuwenden. Vom Thyraden kann ich aus eigener Erfahrung bestätigen, dass es trotz auffallend günstiger Beeinflussung der akuten Anfälle bei keinem einzigen Hund den Ausgang der Tetanie abwenden konnte. Soweit ich die einschlägigen Untersuchungen aus den letzten acht Jahren übersehe, kommen sie alle darin überein, dass Jodothyrin und Thyraden den Verlust der Schilddrüse nicht zu ersetzen vermögen, dass aber beide Präparate den Stoffwechsel recht erheblich zu beeinflussen imstande sind. Die Mehrzahl dieser Untersuchungen beschäftigt sich mit dem Jodothyrin, was bei dem

1) Zeitschr. f. physiolog. Chemie 21, 319. 1895/96.
2) Münch. med. Wochenschr. 1896, Nr. 47, S. 1157.
3) Deutsch. med. Wochenschr. 1896, Nr. 17, S. 271.
4) Berlin. klin. Wochenschr. 1897, S. 747ff.

großen Interesse, das gerade diesem Präparat gebührt, selbstverständlich ist.

Die guten Erfahrungen, die ich so oft mit dem Thyraden bei der therapeutischen Verwendung der Tabletten machen konnte, haben mir schon wiederholt den Gedanken nahegelegt, die Einwirkung des Präparates auf den Stoffwechsel analytisch zu verfolgen. Dabei sollten, wenn möglich, seine Wirkungen auf den normalen und auf den thyreoidektomierten Hund miteinander verglichen werden. Solange es mir aber nicht gelang, entdrüste Hunde einige Monate wenigstens in nahezu normaler Verfassung zu erhalten, hatte ich keine Garantie für die ungestörte Durchführung eines längeren Stoffwechselversuches. Es ist mir nun endlich geglückt, unter den von mir operierten Hunden einige anzutreffen, die der akuten Tetanie und chronischen Kachexie widerstanden. Ob bei diesem Erfolg das Alter der Tiere zur Zeit der Operation und ferner die Pflege nach der Operation eine Rolle spielen, will ich hier nicht erörtern. Ich könnte mir leicht einreden, den so gewollten Erfolg auch wirklich planmäßig erreicht zu haben, während doch vielleicht nur ein günstiger oder sogar irreleitender Zufall im Spiel ist. Erst wenn es gelungen sein wird, in einer größeren Anzahl von Fällen immer wieder oder mindestens mit einiger Sicherheit das gleiche Resultat zu erzielen, wird von einem planmäßigen Verfahren zu sprechen sein. Für jetzt begnüge ich mich mit der tatsächlichen Angabe, dass ich über vier thyreoidektomierte Hunde verfüge, von denen drei so munter sind wie normale Hunde, während einer ein Kretin leichten Grades ist. Die Hunde stammen von einem im Erlanger physiologischen Institut gehaltenen Elternpaar, und zwar von einem Dachshund und einer Spitzhündin, sind im Juli 1904 geboren und im Oktober 1904 von mir operiert. Typische sogenannnte Totalexstirpation der Schilddrüse. Wundheilung ohne jede Störung. Operiert wurden in kurzen Intervallen sechs Hunde von einem Wurf, davon sind zwei den Folgen der Operation erlegen. Von den übrigen haben drei wohl hier und da thyreoprive Erscheinungen gezeigt, sind aber immer, unterstützt durch Thyraden, darüber hinweggekommen. Einer, wie schon erwähnt, ist ein Kretin, jedoch ohne die geringsten Zeichen chronischer thyreopriver Kachexie (struppiges Fell, Haarausfall u. a.); die vegetativen Funktionen lassen keine gröberen Störungen erkennen; er ist auch begattet worden, wurde aber nicht trächtig. Sein Kretinismus ist nicht etwa kongenital; der Hund war zur Zeit der Operation elf Wochen alt und unterschied sich von den übrigen fünf durchaus nicht durch Mangel an Munterkeit und Intelligenz. Diese vier entdrüsten Hunde, bei denen die Thyreoidektomie vor $1^1/_2$ Jahren ausgeführt worden war, und die jetzt seit Monaten frei von postoperativen Anfällen geblieben waren, sollten zu ihrem Futter

eine Beigabe von Thyraden erhalten, und es sollte in einer acht- bis zehntägigen Thyradenperiode die Stickstoff- und Phosphorsäureausscheidung genau ermittelt und mit der entsprechenden Ausscheidung während einer thyradenfreien Periode verglichen werden. Die Methodik der ganzen Untersuchung war gegeben, es war dieselbe wie die eines länger ausgedehnten quantitativen Stoffwechselversuchs. Jeder Hund musste mit einem Futter, das er voraussichtlich 3—4 Wochen immer gleichmäßig und vollständig nehmen würde, auf Stoffwechselgleichgewicht gebracht werden. Dann war in einer abgegrenzten Vorperiode fortlaufend die Stickstoff- und Phosphorsäureausscheidung festzustellen und in der anschließenden abgegrenzten Thyradenperiode wie in der hierauf folgenden Nachperiode ebenso zu verfahren. Da ein Teil der Versuche während des Winters ausgeführt wurde, so war noch darauf zu achten, dass größere Temperaturschwankungen in dem Raum, wo die Käfige standen, nicht vorkamen.

Die Versuche sind in der Zeit von Mitte Februar bis Mitte Mai dieses Jahres durchgeführt worden, und zwar an sechs Hunden. Um einen Vergleich zu gewinnen, nahm ich zu den vier thyreoidektomierten noch zwei normale Hunde hinzu. Es standen immer zwei Hunde gleichzeitig unter Stoffwechselkontrolle; nur für wenige Tage habe ich es einmal mit dreien versucht, war aber dann nicht mehr imstande, die notwendigen Analysen zu bewältigen. Da jeder Hund schon vor der Vorperiode einige Tage im Isolierkäfig gehalten wurde und bei jedem die drei Perioden zusammen rund drei Wochen dauerten, so konnte ich in einem Monat zwei Versuche abschließen.

Das Futter war entweder nur Milch oder ein Brei von Hundekuchen und Milch. Die reine Milchnahrung hat, wenn sie längere Zeit beibehalten werden soll, etwas Missliches; der Kot wird oft piarrhoisch, was natürlich allerlei Störungen für die Analysen mit sich bringt. Ich musste diese Futterform trotzdem in dem einen Fall, wo sie solche Störungen verursachte, beibehalten, weil der Hund bei gemischtem Futter seine Ration nicht immer vollständig verzehrte.

Auf die Details der Analysen gehe ich nicht näher ein. Der Stickstoff wurde nach Kjeldahl, die Phosphorsäure durch Titration mit Uranlösung bestimmt. Alle Analysen sind doppelt oder, wenn die gefundenen Werte stärker differierten, dreifach ausgeführt.

Bis auf die angedeuteten, aus der Milchnahrung resultierenden Störungen bei einem Hunde verliefen alle sechs Versuche glatt. Die Hunde waren immer munter und ließen keinerlei Abweichung von ihrem sonstigen Verhalten erkennen. Es ist ja daran zu denken, dass ein Schilddrüsenpräparat, dem zweifellos eine nicht untergeordnete Wirkung auf den Gesamtorganismus zukommt, auch einen

sichtbar zutage tretenden Einfluss auf das Nervensystem ausüben könnte. Ich habe aber vorläufig nichts davon gesehen.

Das Thyraden, das bei allen Versuchen zur Verwendung kam, ist das bekannte, in Tablettenform gebrachte Extractum thyreoideae Haaf. Die chemische Fabrik von Knoll & Co. in Ludwigshafen hat mir eine größere Quantität davon zur Verfügung gestellt, und ich kann nicht unterlassen, auch an dieser Stelle der Firma für die bereitwillige Überlassung des Präparats verbindlichst zu danken. — Die Tabletten, 6—9 Stück auf jede Futterration während der Thyradenperiode, wurden im Mörser zerrieben und als Pulver mit dem Futter verrührt. Die tägliche Dosis entsprach also (1 Tablette = 0,3 g frischer Drüsensubstanz) einer Einverleibung von 1,8—2,7 g frischer Schilddrüse.

1. Dachshund, normal, schied aus

bei einem durchschnittlichen Körpergewicht von	in der	täglich	
		Stickstoff	Phosphorsäure
12600 g	9tägig. Vorperiode	8,076 g	2,474 g
11870 „	9tägig. Thyradenperiode	7,260 „	2,003 „
11780 „	7tägig. Nachperiode	6,944 „	2,068 „

2. Spitzbastard, thyreoidektomiert, schied aus

bei einem durchschnittlichen Körpergewicht von	in der	täglich	
		Stickstoff	Phosphorsäure
4790 g	9tägig. Vorperiode	2,851 g	0,752 g
4840 „	11tägig. Thyradenperiode	3,088 „	0,900 „
5145 „	8tägig. Nachperiode	2,716 „	0,828 „

3. Spitzbastard, thyreoidektomiert, Kretin, schied aus

bei einem durchschnittlichen Körpergewicht von	in der	täglich	
		Stickstoff	Phosphorsäure
4730 g	9tägig. Vorperiode	2,080 g	0,478 g
4360 „	8tägig. Thyradenperiode	2,714 „	0,513 „
4040 „	7tägig. Nachperiode	2,548 „	0,628 „

Von einer Darlegung des Verlaufes der einzelnen Versuche an der Hand des analytischen Materials muss hier abgesehen werden. Ich habe nur, um das Endresultat zu kennzeichnen, von drei Versuchen die Durchschnittswerte für die tägliche Stickstoff- und Phos-

phorsäureausscheidung zusammengestellt. Aus den wenigen Zahlen in den drei vorhergehenden kleinen Tabellen lässt sich ohne Mühe ersehen, welcher Art die Wirkung des Thyradens gewesen ist.

In diesen Zahlen tritt unzweideutig die Erhöhung der Stickstoffausscheidung bei den beiden thyreoidektomierten Hunden während der Thyradenperiode zutage. Die Phosphorsäureausscheidung zeigt ein ähnliches Verhalten, jedoch nicht so, dass sie der Stickstoffausscheidung vollkommen parallel ginge.

Bei dem Kretin kommt es, in Übereinstimmung mit der starken Erhöhung der Stickstoffausfuhr, zu einer beträchtlichen Abnahme des Körpergewichts.

Auffallend sind sowohl die Stickstoff- wie die Phosphorsäurewerte bei dem normalen Hund: bei beiden ist während der Thyradenperiode ein Rückgang zu konstatieren. Man könnte von einem paradoxen Verhalten reden, wenn die am häufigsten beobachtete Wirkungsweise der Schilddrüsenpräparate, d. h. die Erhöhung der Stickstoff- und der Phosphorsäureausscheidung schon eine sicher festgestellte physiologische Regel wäre. Aber so weit sind wir noch nicht. Liegt auch schon eine größere Reihe von Untersuchungen vor, die den Einfluss der frischen Schilddrüse, des Jodothyrins, der Thyreoideatabletten auf den Stoffwechsel aufzuklären suchen, so bilden sie doch noch keine genügende Unterlage für die Ableitung einigermaßen zuverlässiger Gesetzmäßigkeiten. Es ist noch keine strengere Gruppierung der Resultate durchführbar. So bleiben einstweilen solche Werte, wie ich sie bei dem normalen Hund erhielt, unvermittelt stehen. Von einer Theorie der Schilddrüsenwirkung auf den Stoffwechsel sind wir noch ziemlich weit entfernt, wir werden aber auf dem Wege dahin um so eher vorankommen, je mehr wir uns auf den exakten Tierversuch stützen. Vorläufig tritt gegenüber den klinischen Untersuchungen — ich erinnere hier nur an die kürzlich erschienene breit angelegte und eingehende Arbeit[1]) von W. Scholz „Über den Stoffwechsel der Cretinen“ — der physiologische Stoffwechselversuch noch zurück. Ja, man kann sagen, es besteht zurzeit in der experimentell-physiologischen Bearbeitung der Beziehungen zwischen Schilddrüse und Stoffwechsel eine Lücke. Zur Ausfüllung dieser Lücke sollen auch die hier im Auszug mitgeteilten Versuche an den vier thyreoidektomierten Hunden beitragen.

1) Zeitschr. f. exper. Pathol. u. Ther. 2, 271 ff.

Berichtigung.

S. 637 (Nr. 19), Z. 19 v. o. muss es „hatte“ statt „hatten“ heißen; ferner dieselbe Seite Z. 9 v. u. „2 ♀“, statt „1 ♀“.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVI. Bd. 15. Oktober 1906. № 22.

Inhalt: **Janicki**, Über Ursprung und Bedeutung der Amphimixis. — **Lloyd**, The Desert Botanical Laboratory of the Carnegie Institution of Washington. — **Escherich**, Die Ameise, Schilderung ihrer Lebensweise. — **Du Bois-Reymond**, Über die Beziehungen zwischen Wandspannung und Binnendruck in elastischen Hohlgebilden. — **Abderhalden**, Lehrbuch der physiologischen Chemie in dreifsig Vorlesungen. — **Rosenthal**, Beiträge zur Bekämpfung des Typhus im Deutschen Reiche. — **Zacharias**, Rivista mensile di Pesca (lacustre, fluviale, marina).

Über Ursprung und Bedeutung der Amphimixis.

Ein Beitrag zur Lehre von der geschlechtlichen Zeugung[1]).

Von C. v. Janicki.

Wenn ich es unternehme, das Problem der geschlechtlichen Fortpflanzung von einem allgemeinen Standpunkt aus theoretisch zu behandeln, so drängt es mich zu einer Rechtfertigung den Forschern gegenüber, die in mühevoller empirischer Arbeit unsere Kenntnisse in der Befruchtungsfrage nach morphologischer und physiologischer Seite hin Schritt für Schritt fördern, auf einen zusammenfassenden, den Kern der großen Frage betreffenden Ausblick hingegen sei es gänzlich verzichten, sei es einen solchen nur als schwache Vermutung gelten lassen wollen. Indes kann ich mich nicht durch anderes rechtfertigen, als durch den Ausdruck bloßer Überzeugung, dass der Fortschritt nur in stetem Entgegenhalten induktiven und deduktiven Vordringens möglich ist, dass der Bereicherung an gesicherten Tatsachen spekulative Deutung dieser letzteren auf dem Fuße folgen muss und darf. Und an dieser Ar-

1) Die nachfolgend entwickelte Auffassung der Amphimixis ist in wenigen zusammenfassenden Sätzen zum erstenmal bei Gelegenheit meiner Promotionsrede „Über die Bedeutung der Amphimixis" in der Aula der Universität Basel am 8. Juni 1906 öffentlich ausgesprochen worden.

beit der Deutung mag sich auch der versuchen, dem kein Verdienst auf dem Gebiet der Beobachtung und Entdeckung zukommt; hatte nicht Fr. A. Lange dem Recht der freien Auslegung ein übereifriges Wort gesprochen?[1]). Aus dem Widerstreit der Meinungen werden neue Gesichtspunkte geboren, die ihrerseits auch dem streng induktiven Arbeiter sich nützlich erweisen können. In diesem Sinne mögen die folgenden Zeilen dem engeren und weiteren Kreis der Fachgenossen vorgelegt werden.

Die Erklärungsversuche der neueren Zeit für die Bedeutung der Amphimixis im Reich der Lebewesen lassen sich zurzeit, so weit ich die Sachlage übersehe, in sechs selbständige Hauptrichtungen zusammenfassen. Sie mögen in Kürze charakterisiert werden.

Im Anschluss an Ch. Darwin, nach dessen Auffassung die Kreuzung „die Individuen derselben Spezies oder Varietät getreu und gleichförmig in ihrem Charakter erhält“[2]), haben Spencer, Hatschek, O. Hertwig und Strasburger die Frage in einer nicht prinzipiell voneinander abweichenden Weise beantwortet. Für Spencer neutralisiert die Amphimixis die gegensätzlichen Abweichungen vom Mittelzustand und weist unzulässige Spezialisierungen zurück[3]). Hatschek deutet die Amphimixis „als Korrektur gegen die erbliche Wirkung einseitiger Lebensbedingungen“[4]). Nach O. Hertwig gleicht sie „die Unterschiede, welche durch Einwirkung äußerer Faktoren in den Individuen einer Art hervorgerufen werden, beständig aus, indem sie Mittelformen schafft; sie drängt geradezu dahin, die Art homogen zu machen und in ihrer Besonderheit zu erhalten“[5]). Strasburger legt den Schwerpunkt der Befruchtung auf „Übertragung der vereinigten Eigenschaften der Erzeuger auf die Nachkommen“ und erblickt den Nutzen des Vorgangs im „Ausgleich individueller Abweichungen, wie ein solcher für das Fortbestehen der Spezies erforderlich ist“[6])[7]). „Wir erfahren jetzt mit steigender Bestimmtheit, dass die fluktuierende Variation nicht den Ausgangspunkt für Speziesbildung abgibt, ihr Ausgleich damit zu einer Notwendigkeit wird[8]).“ — Einen verwandten

---

1) Fr. A. Lange, Geschichte des Materialismus. II. Buch, 1875, p. 141.

2) Ch. Darwin, Über die Entstehung der Arten. 1884, p. 124.

3) H. Spencer, Die Prinzipien der Biologie. Stuttgart 1876, Bd. I, p. 309 und 311.

4) B. Hatschek, Über die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung. Prager Medizinische Wochenschrift, 1887, p. 387. Vgl. auch: Hypothese der organischen Vererbung. Leipzig 1905, p. 38.

5) O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1893, p. 255.

6) E. Strasburger, Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung“ bei den Angiospermen. Bot. Zeit. 1900, p. 304, 305.

7) E. Strasburger, Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. Jena 1905, p. 66.

8) E. Strasburger. Über Befruchtung. Bot. Zeit. 1901, p. 352.

Standpunkt nimmt Nägeli ein[1]). Dieser Autor weist in scharfsinniger Weise auf die Störungen hin, welche im Lauf des individuellen Lebens das innere Gleichgewicht des Organismus, oder die Zusammenpassung (Konkordanz) seiner Organisations- und Funktionsverhältnisse betreffen. In verschiedenen Individuen geschehen diese Störungen in verschiedener Weise. Sie steigern sich auch im individuellen Leben. Eine Reihe von Generationen, welche nur durch geschlechtslose Vermehrung oder durch Samenbildung vermittelst Selbstbefruchtung auseinander hervorgehen, setzt Nägeli einem Individuum von derselben Dauer gleich, — darin erblicke ich einen wertvollen Gedanken. Wenn nun eine Störung der Zusammenpassung unaufhörlich gesteigert wird, so gelangt sie einmal dahin, dass sie mit der Fortdauer des Lebens unverträglich wird. Daher muss das Individuum und die durch Selbstbefruchtung bezw. agam fortgesetzte Generationsreihe endlich aussterben. Wenn dagegen verschiedene Individuen sich untereinander paaren, so ist die größte Wahrscheinlichkeit vorhanden, dass sich die Störung der Konkordanz vermindert. — Ähnlich erblickte schon Rud. Leuckart die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung darin, dass sie der Ausartung, welche bei ungeschlechtlicher Vermehrung, bei Selbstbefruchtung und bei Verbindung nahe Verwandter auftritt, durch Vereinigung zweier fremder Individualitäten vorzubeugen hat[2]).

Die zweite zu besprechende Richtung der Deutungen umfasst die sogen. Verjüngungstheorie. Ihre Vertreter sind: Bütschli[3]), Engelmann[4]), Ed. van Beneden[5]) und Maupas[6]), auch darf wohl V. Hensen[7]) in diesem Zusammenhang genannt werden. Durch die Amphimixis wird das sonst der senilen Degeneration verfallende Leben „verjüngt", und V. Hensen verteidigt, im Anschluss an eine Definition des Lebens von Bichat, den Satz: „Durch die normale Befruchtung wird der Tod vom Keim und dessen Produkten ferngehalten"[8]). Die Befruchtung ist somit ein belebender Vorgang. — Als

1) C. Nägeli, Die Theorie der Bastardbefruchtung. Sitzungsber. der kgl. bayer. Akad. der Wissensch. zu München. Jahrg. 1866, Bd. I, p. 100—110.

2) Rud. Leuckart, Zeugung. In Rud. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie, Bd. IV, 1853, p. 961, 962.

3) O. Bütschli, Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abhandl. der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellsch., Bd. X, 1876, p. 420, 431.

4) Morphologisches Jahrbuch, Bd. I, 1876, p. 628 u. f.

5) Archives de biologie, T. IV, 1883, p. 621.

6) E. Maupas, Le rajeunissement Karyogamique chez les Ciliés. Archives de Zoologie expérimentale, sér. II, 1889, p. 496.

7) V. Hensen, Physiologie der Zeugung. In Hermann's Handbuch der Physiologie, 1881.

8) V. Hensen, l. c., p. 236.

Versuche, eine Verjüngungstheorie exakt auszubauen, sind die Spekulationen Spencer's, Bernstein's und Bühler's aufzufassen. Nach Spencer[1]) tritt bei den Organismen periodisch eine Annäherung an ein molekulares Gleichgewicht, woraus der Stillstand des Lebens resultieren würde, wenn nicht durch Befruchtung dieses Gleichgewicht wieder zerstört und von neuem lebhafte molekulare Veränderungen in den abgelösten Keimen hervorgerufen wären. Bernstein[2]) unterscheidet in der organischen Materie die das Wachstum bedingenden und von außen stammenden treibenden Kräfte, und die den Molekülen der Materie zukommenden hemmenden Kräfte. Diese arbeiten gegen die ersteren und nehmen im Laufe des Lebens überhand. Erst durch die Befruchtung findet eine gegenseitige Aufhebung der hemmenden Kräfte statt, so dass die treibenden Kräfte von neuem ihre volle Wirksamkeit entfalten. Bühler[3]) geht von den chemischen Affinitäten aus, welche das Protoplasma den zugeführten Nährstoffen darbietet. Mit dem Leben werden diese Affinitäten durch Sättigung erschöpft, und dies ist das Altern. Für die Erhaltung der Art müssen in der lebendigen Substanz des Organismus, oder in einem Teil desselben neue elektrochemische Differenzen gesetzt werden, welche weitere Assimilation und Dissimilation ermöglichen. Durch das Zusammentreten zweier Molekülgruppen in der Befruchtung wird eine Stärkung der Affinität für die Elemente der Nahrung erreicht.

Durchaus selbständige Wege geht seit zwei Jahrzehnten August Weismann und bietet eine in allen Einzelheiten mit bewundernswerter Konsequenz entwickelte Theorie. Es war das Verdienst Weismann's, im Anschluss an die bahnbrechenden Untersuchungen O. Hertwig's und Strasburger's, gezeigt zu haben, dass der Zweck der Befruchtung nicht in der „Belebung des Keimes" oder „Verjüngung des Lebensprozesses", sondern in der Vermischung zweier individuell verschiedener Vererbungstendenzen zu suchen ist[4]). Weismann legte Nachdruck darauf, dass hier ein Vorgang sui generis vorliegt, der zwar mit der Fortpflanzung verbunden sein kann und meistens auch verbunden ist, aber nicht notwendig mit derselben verbunden zu sein braucht, und nannte ihn Amphimixis[5]). Die allgemeine Bedeutung der Amphimixis liegt nach Weismann in einer Erhöhung der Anpassungsfähigkeit der Organismen an ihre Lebensbedingungen[6]). Im einzelnen ist die Wirkung

1) Spencer, l. c., p. 297.

2) J. Bernstein, Zur Theorie des Wachstums und der Befruchtung. Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. VII, 1898, p. 518.

3) A. Bühler, Alter und Tod. Eine Theorie der Befruchtung. Biolog. Centralbl., Bd. XXIV, 1904, p. 86.

4) A. Weismann, Aufsätze über Vererbung. Jena 1892, Aufsatz V u. XII.

5) A. Weismann, l. c., p. 773.

6) A. Weismann, Vorträge über Deszendenztheorie. Jena 1902, Bd. II, p. 297.

der Amphimixis recht mannigfaltig, und wird durch zwei Prozesse erreicht. Erstens, durch die zweite Richtungsteilung, welche nicht nur quantitativ die Hälfte der Ide[1]) entfernt, sondern zugleich die Möglichkeit außerordentlich zahlreicher Umkombinierungen des Idbestandes an individuell verschiedenen Iden bildet (Neotaxis); zweitens, durch das Hinzutreten neuer individueller Ide bei der Befruchtung. Durch das Zusammenspielen dieser zwei Prozesse und gleichzeitiges Eingreifen der Naturzüchtung wird die Notwendigkeit der Koadaptation, d. h. gleichzeitiger harmonischer Anpassung vieler Teile des Organismus bedingt. Denn, „indem . . . bei jeder Reduktionsteilung" die Keimzellen auf die Hälfte ihrer Ide herabgesetzt werden, bietet sich die Möglichkeit, die ungünstig variierenden Ide aus dem Keimplasma der Art allmählich zu entfernen, indem jedesmal die Nachkommen aus den ungünstigsten Idkombinationen unterliegen, und indem so von Generation zu Generation das Keimplasma von ungünstig variierenden Iden gesäubert, und die günstigsten Kombinationen, welche Amphimixis bietet, erhalten werden, bleiben schließlich nur die richtig variierenden Kombinationen übrig, oder doch solche, in denen die richtig variierenden Determinanten in der Überzahl sind, also bestimmend wirken"[2]). — Die zweite Wirkung der Amphimixis ist zunehmende Einengung der Variationsbreite, Konstantwerden des Formenkreises oder Verdichtung zu einer Art. Sie beruht auf der gleichen Ausmerzung von Idkombinationen mit exzessiven Determinanten[3]). — Die letzte und wohl bedeutendste Wirkung der Amphimixis, die Weismann früher als die einzige gelten ließ, besteht in steter Neuerzeugung der Individualität. Die Amphimixis schafft das Material an individuellen Unterschieden, mittelst deren die Selektion neue Arten hervorbringt[4]). Sie ist aber nicht die letzte Ursache der Variation. — Diese drei Arten der Betätigung der Amphimixis bilden nach Weismann ihre indirekte Wirkung. Diese letztere kann nicht zugleich der Grund ihrer Einführung in die Lebewelt gewesen sein. Vielmehr muss die Amphimixis einen unmittelbaren Vorteil geboten haben, und dieser bestand in einer Steigerung und Erweiterung der Assimilationsfähigkeit. — Weismann ist Gegner einer jeden Auslegung der Amphimixis als physiologische Notwendigkeit, als einer primären Eigenschaft des Lebendigen. Die Amphimixis bietet die schon genannten Vorteile, und kraft dieser Vorteile musste ihre Beibehaltung durch Naturzüchtung bewirkt werden.

---

1) Das Id ist nach Weismann ein Komplex der zu einem ganzen Individuum erforderlichen Anlagen.

2) A. Weismann, Vorträge über Deszendenztheorie, Bd. II, p. 222.

3) A. Weismann, Ebenda, p. 224, 235.

4) A. Weismann, Aufsätze etc. Aufsatz V, VI und XII, ferner Vorträge über Deszendenztheorie, Bd. II, p. 256.

In der Einschätzung der Bedeutung, welche die Individuenmischung für die Phylogenese hat, stimmt auch Boveri mit Weismann überein[1]). Die ältere Befruchtungstheorie Boveri's: „Befruchtung ist Einführung eines Centrosoma in das nur mit Archoplasma ausgestattete Ei," kann hier nicht in Betracht kommen, weil sie sich bloß auf die Entwickelungserregung bezieht, und zudem, da bei den meisten Pflanzen ein Centrosoma fehlt, nicht allgemeingültig ist[2]).

Einen im wesentlichen dem Weismann'schen verwandten Standpunkt nimmt G. Klebs ein. Die direkten Vorteile der Sexualität liegen nach diesem Autor darin, „dass durch die Vereinigung zweier Zellen in jedem Falle eine größere Kraftsumme zur Verfügung steht"[3]). Die wichtigste Wirkung der Befruchtung erblickt Klebs in der Förderung der Artbildung; es „kommen eigenartige Mischungen der elterlichen Eigenschaften in den Nachkommen zur Entfaltung, und damit sind die ersten Schritte zur Varietätenbildung gegeben"[4]). Auch ist für Klebs die geschlechtliche Fortpflanzung keine ursprüngliche notwendige Funktion jedes Organismus, und sie leitet sich von der ungeschlechtlichen her[5])[6]).

Mit Weismann übereinstimmend erblickt auch W. Waldeyer in der Befruchtung ein wirksames Moment der Variabilität. Waldeyer vertritt die Meinung, „dass der Befruchtungsvorgang eine Einrichtung der Natur ist, welche die Variabilität der Lebewesen und damit ihre Anpassungsfähigkeit an die stetig fortlaufenden Veränderungen des Erdballes vermehrt, und hierdurch dazu beiträgt, dass sich das Leben auf unserem Planeten möglichst ausbreitet, möglichst lange erhält und möglichst vervollkommnet"[7]).

Von einer neuen Seite — es wäre die vierte Gruppe von Theorien — sucht R. Hertwig das Befruchtungsproblem zu beleuchten, und zwar ausgehend von dem durch ausgedehnte Studien an Protozoen gewonnenen Begriff der Kernplasma-

1) Th. Boveri, Das Problem der Befruchtung. Jena 1902, p. 38.

2) Boveri, l. c., p. 24. — Auch in der durch Experimente über Merogonie veranlassten Theorie von Delage büßt Amphimixis gegenüber der Substitution des weiblichen Kerns durch den männlichen ihre dominierende Bedeutung ein. Vgl. Y. Delage. Sur l'interprétation de la fécondation mérogonique et sur une théorie nouvelle de la fécondation normale. Archives de zoologie expérimentale. Série 3ème. T. VII, 1899, p. 526, 527.

3) G. Klebs, Über einige Probleme aus der Physiologie der Fortpflanzung. Verhandl. der Gesellsch. Deutsch. Naturforscher u. Ärzte 1895 (Separat), p. 15.

4) G. Klebs, l. c., p. 15.

5) G. Klebs, l. c., p. 14.

6) Vgl. auch G. Klebs, Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. XXXV, 1900, p. 183 u. 188.

7) W. Waldeyer, Befruchtung und Vererbung. Verhandl. d. Gesellsch. Deutsch. Naturforscher und Ärzte. 69. Versammlung zu Braunschweig. Leipzig 1898. p. 81.

relation. Befruchtung ist für R. Hertwig physiologische Notwendigkeit und bildet im wesentlichen einen regulatorischen Vorgang[1])[2]). Mit dem Leben nützt sich der Organismus ab und der Tod ist notwendige Konsequenz des Lebensprozesses. Vermieden kann der Tod nur dadurch werden, dass zeitweilig eine Reorganisation der lebenden Substanz stattfindet. Die bei der Befruchtung zustande kommende Vereinigung zweier verschieden gearteten Kerne wirkt in dem Sinne regulatorisch, dass sie Störungen im Wechselverhältnis zwischen Kern und Protoplasma verhindert. Diese bei rein autogener Zellvermehrung von R. Hertwig und seinen Schülern erfahrungsgemäß festgestellten Störungen dokumentieren sich in einem überwiegenden Anwachsen der Kernsubstanz auf Kosten des Protoplasmas. Und so liegt nach R. Hertwig in der Befruchtung ein Mittel, der für den Organismus schädlichen funktionellen Kernhypertrophie entgegenzuwirken. Die Befruchtung ist die wirksamste Einrichtung in dieser Hinsicht, sie kann aber auch ausnahmsweise durch anderweitige Einrichtungen ersetzt werden; solche vikariierende Regulationen sind spontane Zellreorganisation und Cystenruhe bei Protozoen, sowie etwa die Winterruhe bei den Pflanzen. — Plate (1886) erblickte die Notwendigkeit der Konjugation bei Infusorien im allmählichen Auftreten eines quantitativen Missverhältnisses zwischen dem Makronukleus und dem Plasma; der Kern wird nicht genügend ernährt und sinkt unter die normale Quantität herab. Durch die Konjugation wird das Missverhältnis wieder ausgeglichen[3]). — Bütschli sieht in der Amphimixis, außer der verjüngenden Wirkung, gleichfalls einen regulatorischen Prozess innerhalb der Zelle. Die Mitose hat nach Roux die Bedeutung, möglichst gleichhälftige Teilung aller Kernbestandteile zu bewirken. Wie jeder natürliche Vorgang ist diese Teilung dennoch unvollkommen, nicht gleichhälftig. Anfangs ist die Ungleichheit nur gering, allmählich steigert sie sich. Sie betrifft das quantitative Verhältnis von Chromatin und Achromatin. Durch Verschmelzung von zwei Individuen mit sich gegenseitig ergänzenden Defekten wird der normale Zustand wieder erreicht[4]).

Eine fünfte Kategorie von Erklärungsversuchen wäre durch den originellen Gedanken von W. H. Rolph gegeben, einen Ge-

1) R. Hertwig, Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitzungsberichte der mathematisch-physikalischen Klasse der k. b. Akademie der Wissenschaften zu München, 1902.

2) R. Hertwig, Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhandl. der Deutschen Zoologischen Gesellschaft zu Breslau. Leipzig 1905.

3) Entnommen aus O. Bütschli, Protozoa. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. I, Abt. 3, 1889, p. 1641.

4) O. Bütschli, l. c., p. 1642. — Vgl. auch W. Schimkewitsch, Biolog. Centralbl., Bd. XVI, 1896.

danken, der in neuester Zeit von P. A. Dangeard wieder aufgenommen worden ist. Indes dürfte die zu besprechende Auffassung heute kaum schwer ins Gewicht fallen. — Ausgehend von der Beobachtung, dass im Dunkeln gehaltene Algenschwärmsporen abmagern und zugrunde gehen bis auf die geschlechtlich differenzierten Sporen, welche konjugieren, zieht Rolph den Schluss, dass die Bedeutung der Befruchtung „eine sowohl schnell, als qualitativ und quantitativ massenhaft nährende" ist und dass das Motiv für die Konjugation im Hunger gegeben ist[1]). „Es ist das Sättigungsbedürfnis, der nagende Hunger, welcher die Tiere zur Verschlingung ihresgleichen, zur Isophagie treibt. Der Konjugationsvorgang ist nur eine besondere Form der Nahrungsaufnahme, welche bei sinkendem Angebot von Nahrung, oder bei gesteigertem Nahrungsbedürfnis, infolge der oben angegebenen Ursachen eintritt; es ist eine Isophagie, welche an Stelle der Heterophagie tritt. Das weniger gut genährte, daher kleinere, hungrigere und beweglichere Geschöpf bezeichnen wir als Männchen, das besser genährte und gewöhnlich, jedenfalls relativ, ruhende als Weibchen. Daher ist es denn auch das kleine hungernde Männchen, welches das große wohlgenährte Weibchen behufs der Konjugation aufsucht". Ist aber Männchen und Weibchen gleich schlecht genährt, so haben beide gleich energisches Bestreben nach Konjugation[2]). — Das gilt zunächst für Protozoen und Protophyten. Bei den Metazoen konjugieren nur die Zeugungsstoffe der Tiere, nicht die Tiere selbst[3]). Das Tier ist ein Individuum der ungeschlechtlichen Generation, das Ei und das Spermatozoon sind Individuen einer zweiten, auf ungeschlechtlichem Wege erzeugten geschlechtlichen Generation[4]). Ei und Spermatozoon konjugieren wie die Protozoen — „ein Verjüngungs- oder Reorganisationsprozess, den ich als einen Prozess der Aufnahme kongenialer Nahrung als Isophagie bezeichne"[5]). — Die Arbeit Dangeard's war mir nicht zugänglich und ich zitiere daher die Darstellung von G. Klebs[6]): „Dangeard geht davon aus, ‚que la reproduction sexuelle n'est qu'une modification de l'autophagie primitive' ... Der Grund für sexuelle Vereinigung liegt nach Dangeard in einer Schwächung der sexuellen Elemente oder in einer Art von Hunger. Zwei Möglichkeiten bieten sich dar, die geschwächten Geschlechtszellen zur Entwickelung zu bringen; sie vereinigen sich zu zweien, ‚elles se mangent reciproquement', oder sie erhalten von außen Energie in Form von Nahrung, Wärme etc.

1) W. H. Rolph, Biologische Probleme. 1889, p. 135.
2) l. c., p. 136, 137.
3) l. c., p. 140.
4) l. c., p. 143.
5) l. c., p. 144.
6) G. Klebs, Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze, p. 194, 195.

und entwickeln sich parthenogenetisch." — Es sei hier auf die Kritik der vorstehenden Theorie durch Klebs hingewiesen[1]).

Einen abweichenden und originellen Standpunkt vertritt neuerdings Schaudinn, und zwar veranlasst durch äußerst interessante Befunde bei seinen subtilen Trypanosomen-Studien. Gestützt auf die Existenz eines männlichen und eines weiblichen Kernes in den Gameten der Trypanosomen, wobei aber im Mikrogamet nur der männliche, im Makrogamet nur der weibliche Kern zur kräftigen Entwickelung gelangt, nimmt Schaudinn als Postulat das Bestehen eines primären physiologischen Dualismus der organischen Substanz, eines männlichen und weiblichen Extrems. „Da aber derselbe Dualismus, der das Wesen der Lebensmaschine ausmacht, gerade durch die Differenzierungsmöglichkeit oder sagen wir Siegesmöglichkeit einer seiner beiden Einheiten den Kern des Unterganges in sich trägt, so halte ich auch die Ausgleichsmöglichkeit, d. h. die Befruchtung für einen allen Lebewesen zukommenden Vorgang[2])."

Ich möchte nicht unterlassen, den angeführten biologischen Erklärungsversuchen des Sexualitätsproblems einen metaphysischen zur Seite zu stellen, nämlich A. Schopenhauer's Ansicht über die Geschlechtsliebe, in ihrer vollen Bedeutung naturgemäß nur auf den Menschen passend. Schopenhauer erblickt die Aufgabe der Geschlechtsliebe in der „genauen Bestimmung der Individualitäten der nächsten Generation"[3]). „Die dramatis personae, welche auftreten werden, wenn wir abgetreten sind, werden hier, ihrem Dasein und ihrer Beschaffenheit nach, bestimmt durch diese so frivolen Liebeshändel. Wie das Sein, die Existentia, jener künftigen Personen durch unseren Geschlechtstrieb überhaupt, so ist das Wesen, die Essentia, derselben durch die individuelle Auswahl bei seiner Befriedigung, d. i. die Geschlechtsliebe durchweg bedingt, und wird dadurch, in jeder Rücksicht, unwiderruflich festgestellt"[4]). Die geschlechtliche Zeugung bedingt eine stete Mannigfaltigkeit der geistigen Individualitäten: da nach Schopenhauer der Vater den Willen auf die Nachkommen überträgt, die Mutter aber den Intellekt[5]), so „wird die aus der Notwendigkeit zweier Geschlechter zur Zeugung entspringende Naturanstalt der immer wechselnden Verbindung eines Willens mit einem Intellekt zur Basis einer Heilsordnung. Denn vermöge derselben kehrt das

1) G. Klebs, l. c., p. 195.

2) Fr. Schaudinn, Neuere Forschungen über die Befruchtung der Protozoen. Verhandl. der Deutschen Zoolog. Gesellschaft zu Breslau, Leipzig 1905, p. 33, 34.

3) A. Schopenhauer, Die Welt als Wille und Vorstellung. Bd. II, 4. Aufl., 1873. Metaphysik der Geschlechtsliebe. p. 613.

4) A. Schopenhauer, l. c., p. 611.

5) A. Schopenhauer, l. c. Erblichkeit der Eigenschaften. p. 592.

Leben dem Willen (dessen Abbild und Spiegel es ist) unaufhörlich neue Seiten zu, dreht sich gleichsam ohne Unterlass vor seinem Blicke herum, lässt andere und immer andere Anschauungsweisen sich an ihm versuchen . . ." [1]). Darum kommen auch Geschwisterehen nicht vor, es sei denn als naturwidrige Perversität. „Denn aus einer Geschwisterehe könnte nichts anderes hervorgehen, als stets nur derselbe Wille mit demselben Intellekt, wie beide schon vereint in beiden Eltern existieren, also die hoffnungslose Wiederholung der schon vorhandenen Erscheinung [2])." —

Bevor ich weitergehe, mag mir eine Bemerkung erlaubt werden. Im folgenden bin ich genötigt, in bezug auf einige Punkte den Anschauungen Weismann's entgegenzutreten, und hie und da, um in mancher verwandter Auffassung die Unterschiede deutlicher hervortreten zu lassen, ein Akzent auf dieselben zu legen. Es wird wohl darin niemand etwas anderes als sachliche Divergenz erblicken! Ich hätte das für selbstverständlich gehalten und einer besonderen Erwähnung nicht wert erachtet, wenn nicht unerfreuliche Beispiele vom Gegenteil in der zoologischen Literatur mir dazu Anlass gegeben hätten. Die gewaltige theoretische Konstruktion Weismann's, meines hochverehrten früheren Lehrers, wird bleibende Bedeutung auch dann behalten, wenn einzelne seiner Gedankenkombinationen in einer abweichenden Richtung, als der von ihm gewählten, ihrer endgültigen Lösung sich nähern sollten. Und diese Genugtuung hat der Freiburger Meister selbst geahnt, als er auf eines seiner Werke schrieb: „. . . auch der Irrtum, sofern er nur auf richtigen Schlüssen beruht, muss zur Wahrheit führen."

In der folgenden Darstellung mache ich den Versuch, eine physiologische Erklärung der Amphimixis abzuleiten. Die Ableitung muss sich naturgemäß im Rahmen einer Hypothese bewegen und soll hier nur in ihren Grundlinien festgelegt werden. Wenn ich von Keimsubstanzen rede, so stelle ich mir dabei das gleiche vor, was Weismann mit Keimplasma bezeichnet, d. h. materielle Träger von Vererbungspotenzen. Da ich indessen zu der Zusammensetzung des Keimplasmas aus Determinanten, dieser wiederum aus Biophoren, überhaupt zu der gesamten Weismann'schen Architektonik des Keimplasmas vorderhand keine Stellung einnehme — und durch diese Reserve wird die nachfolgende Betrachtung in keiner Weise beeinträchtigt — so wähle ich auch für den im wesentlichen gleichen Begriff einen anderen Namen. Des weiteren mag vorausgeschickt werden, dass ich mich enthalte, die Keimsubstanzen auf sichtbare Elemente im Kern zu beziehen, wie ich denn überhaupt die Frage,

1) A. Schopenhauer, l. c., p. 606.
2) Ebenda.

ob dem Kern allein Erbteile zukommen, unberührt lasse[1]). Im allgemeinen nehme ich den Standpunkt ein, welchen Emery in seiner Studie über den Atavismus vertritt[2]). Emery sagt: „Es mag das Schema Weismann's von der Gliederung des Keimplasmas in Ide, Determinanten und Biophoren richtig sein oder nicht; das ist für meine These gleichgültig. Was ich als den Kern einer Vererbungstheorie betrachte, wenn sie die Erscheinungen des Atavismus erklären soll, ist die Annahme, dass das Keimplasma aus heterogenen Elementen besteht, welche von den einzelnen Vorfahren herkommen und bei der Bestimmung der Eigenschaften des werdenden Organismus oder besonderer Bestandteile desselben wirksam sind[3])." Solche heterogenen Keimplasmaelemente sind meine Keimsubstanzen.

Die Wirkung der Befruchtung betrachte ich als mit der Konstituierung des aus dem befruchteten Ei sich entwickelnden Organismus nicht erschöpft, vielmehr glaube ich — gestützt auf die Erscheinungen des Rückschlags, der diskontinuierlichen Vererbung und der Merkmalspaltung in den Mendel'schen Versuchen —, dass der durch Befruchtung erreichte Zustand bei allen Deszendenten des Eies beim jeweiligen Reifungs- bezw. Befruchtungsakt ungeschwächt nachklingt. Die durch jedesmalige Vereinigung der potentiell unsterblichen Keimsubstanzen bewirkte Mischung erhält sich gleichsam in Form einer kontinuierlichen, sich vielleicht dichotomisch verzweigenden Kette in allen nachfolgenden Generationen. Darum kann ich mich nicht entschließen, die von Weismann postulierte, im übrigen so plausible Bedeutung der Richtungsteilung anzunehmen[4]). Somit müssen sich die Wirkungen der Befruchtung, allgemein gesagt, beständig summieren, d. h. die Komplikation der Keimzelle an Erbteilen verschiedener Individuen nimmt stetig zu. Auf diese progressive Summierung von Keimsubstanzen und deren unmittelbare Berührung in der Keimzelle lege ich das Hauptgewicht.

Dieses Ergebnis stimmt im wesentlichen, bis auf die Deutung der Reduktionsteilung, mit der Weismann'schen Auffassung überein, wie übrigens auch mit derjenigen von de Vries[5]) und wohl noch vielen anderen. Das ist kein Zufall, sondern ist dadurch bedingt, dass alle die Vorstellungen in den Tatsachen wurzeln. Das Besondere in meiner Auffassung, namentlich Weismann gegenüber,

1) Vgl. hierzu: W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I, 1897, p. 46 und 48, Bd. II, 1901, p. 236 u. 337. Ferner: O. Bütschli, l. c., p. 1642, W. Waldeyer, Befruchtung und Vererbung. l. c., p. 88, M. Verworn, Allgemeine Physiologie. Jena 1895, p. 486—499, u. A. m.

2) C. Emery, Was ist Atavismus? Verhandl. d. V. Internat. Zoologen-Kongresses zu Berlin 1901. Jena 1902.

3) C. Emery, l. c., p. 303, Fußnote.

4) Vgl. weiter unten.

5) H. de Vries, Die Mutationstheorie. Leipzig 1903, Bd. II, p. 695 u. 493.

tritt erst in ihrer weiteren Entwickelung auf, und diese gründet sich auf eigenartige Auslegung von Tatsachen.

Die allgemeine Verbreitung der Amphimixis im Reich der Lebewesen und die tiefeingreifende Rolle, welche sie in jedem Einzelleben spielt, führt mich zu der Vorstellung, dass Amphimixis mit den elementaren Lebenserscheinungen irgendwie verkettet ist, dass sie eine primäre physiologische Notwendigkeit bildet. Um aber unter diesen Umständen die Bedeutung und Tragweite der zweiseitigen Mischung zu enträtseln, müssen wir eben danach trachten, das Leben in seiner elementaren Form festzuhalten, und alles sekundär entstandene, nicht zum Wesen des Lebens gehörige, auszuschließen.

Und sekundär erworben ist, meiner Ansicht nach, die Individualisation. Dies mag selbstbewusst klingen, ich habe nun aber einmal davon eine tiefe Überzeugung. Freilich, nicht etwa in dem Sinn, dass ich dächte, es wäre heute oder jemals in der Zukunft möglich, diesen integrierenden Faktor im Begriff „Organismus" zu eliminieren, und das Leben ohne Individualisation zu beobachten. Nein! Aber das Leben von heute ist historisch entwickelt und entstanden, es ist ein überaus zusammengesetztes Produkt, das sich jetzt nun in festgelegten, gewordenen Bahnen bewegt, — einmal waren diese doch im Werden begriffen. Von diesem Werden des Lebens möchte ich einiges sagen. Ich glaube, dass für die Beurteilung der Amphimixis sich wertvolle Gesichtspunkte ergeben werden.

Gestützt auf die Kant-Laplace'sche Hypothese, und mit Nägeli[1]), wenn auch aus anderen Gründen, die Helmholtz'sche Auffassung von der Möglichkeit eines meteorischen Ursprungs des Lebens verwerfend, nehme ich an, dass das Leben bei einem bestimmten Grad der Abkühlung unseres Erdballs, innerhalb eines komplizierten Systems von Stoffen der Erdrinde und der umgebenden Atmosphäre, als Ausdruck von oscillatorischen Bewegungen zwischen zwei Grenzzuständen, wofür wir heute die nächste Parallele in den Erscheinungen des chemischen Gleichgewichts finden, seinen Anfang nehmen musste. Diese Bewegungen denke ich mir als Massenprozesse in einem räumlich sehr ausgedehnten, zusammenhängenden stofflichen System im Wasser, im wesentlichen schon aus einer Assimilations- und Dissimilationsumwandlung im Sinne E. Hering's bestehend. Wie in einer wässerigen Lösung die chemischen Prozesse sich auf das ganze einheitliche energetische System beziehen, und unabhängiges, ich möchte sagen individuelles Nebeneinanderwirken von selbständigen Aktionen ausschließen, so ungefähr, wenn auch nicht in

1) C. v. Nägeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884, p. 83 u. 84.

vollkommener Analogie, denke ich mir die Einheit der ersten Lebenspulse, an keine Individualität gebunden, in sehr ausgedehnten Systemen. Auf diesem Stadium existiert noch keine Differenzierung zwischen „Nahrung“ und der „zu ernährenden“ lebendigen Substanz. Doch musste diese letztere früher oder später, ebenfalls im Wasser, zur Sonderung gelangen, und zwar in Form von auf weite Strecken zusammenhängenden, in dünner Schicht verteilten etwa plasmodienartigen Massen. Auf diese räumliche Kontinuität des Urplasmas, die eine unmittelbare Folge der Kontinuität innerhalb eines stofflichen Systems ist, möchte ich einen besonderen Nachdruck legen. Den Zusammenhang denke ich mir nicht allein als Ausdruck von der Wirkung gleicher äußerer Bedingungen in allen Punkten, wenn auch diese Wirkung wohl eine notwendige Voraussetzung des Zusammenhanges ist. Vielmehr sind es, außer der Kohäsion, spezifische, im Lebensprozess selbst begründete Affinitäten, welche alle Teile, auch die entferntesten, in fortwährender Spannung und inniger Fühlung erhalten. Eine wie große absolute Ausdehnung ein zusammenhängendes Urplasma erreichen konnte, vermag ich zunächst nicht anzudeuten. Ich möchte aber mit allem Nachdruck auf den Gegensatz hinweisen, der zwischen meinem hypothetischen Urplasma und etwa einem Moner besteht, das doch ein Individuum ist, wie wir sie heute sehen. In diesem Sinne finde ich nichts im Wege, warum ein Urplasma in zusammenhängender Form sich nicht über Quadratmeilen und mehr erstrecken sollte, und ein solches kontinuierliches Plasma bezeichne ich als ein Urplasmasystem. Dieser hat es naturgemäß sehr viele gegeben.

Ich glaube bestimmt, dass ein wahrer Kern in den obigen Deduktionen steckt. Denn die Funktion des Lebens auf unserer Erde, man mag sie deuten, wie man will, diese Funktion besteht in einer Massenwirkung alles Lebendigen insgesamt, und zwar heute so gut, wie zu allen Zeiten, wo es Leben gegeben hat. Nur dass die heutige organische Welt aus einer wunderbar entwickelten Mannigfaltigkeit sich aufbaut und erst durch harmonisches Ineinandergreifen vieler Faktoren die Gesamtwirkung auf Umwegen erreicht wird. So fällt den Nitrit- und Nitratbakterien nur eine Teilrolle in dem großen Massenumsatz zu, sie haben die ammoniakartigen Zersetzungsprodukte des tierischen und pflanzlichen Lebens durch ihre anspruchslose Lebenstätigkeit wieder für den Stoffwechsel der grünen Pflanze zugänglich zu machen. Und aus ähnlichen Teilfunktionen summiert sich erst das heutige Leben. Aber das bunte Bild, das wir heute vor Augen haben, ist langsam entstanden; nicht nur Gestalten haben sich im Lauf der Zeiten Schritt für Schritt entwickelt und kompliziert, sondern auch Funktionen. Und so habe ich die feste Überzeugung, dass die einfachste Lebensfunktion an ein in weiten Grenzen zusammenhängendes Urplasma

gebunden war. Denn, ein Masseneffekt kann nur dann, oder wenigstens dann am leichtesten, in allen Teilen harmonisch ausfallen, wenn die Teile unmittelbar miteinander zusammenhängen. Dass distinkte Teile, wie prästabiliert, gleichsinnig auf die Dauer zu einem einheitlichen Effekt arbeiten, darin liegt etwas Sekundäres, etwas, was erst in der Folge entstehen kann. — Überdies glaube ich, dass der postulierte Zusammenhang durch das Bild, aber auch nur Bild, der Vorgänge in einer wässerigen Lösung, wie die physikalische Chemie sie lehrt, in genügendem Grade wahrscheinlich gemacht worden ist. — Dass ich unter diesen Umständen die Haeckel'sche Analogie zwischen Entstehung eines Kristalls aus der Mutterlauge und Auftreten des ersten Moners[1]) nicht teilen kann, bedarf keiner weiteren Erwähnung, und dies auch ganz abgesehen davon, dass bei der Bildung des Kristalls die Teilchen den Zustand statischen Gleichgewichts erreichen, der, bei gleichbleibenden Bedingungen, auch nicht verlassen wird, während die Teilchen der lebendigen Substanz gerade unter gleichbleibenden Bedingungen sich im dynamischen Gleichgewicht befinden. Um so mehr befriedigt es mich, den meinigen verwandte Gedanken bei Nägeli zu finden. Die durch Urzeugung entstandenen „primordialen Plasmamassen erlangen eine beträchtliche, aber ganz unbestimmte Größe", so lese ich bei Nägeli, wenn auch freilich das Zusammenhalten der Massen lediglich auf Kohäsion bezogen wird[2]). Und weiter heisst es von den primordialen Plasmamassen: „Ihre Abkömmlinge werden mit der beginnenden und zunehmenden Organisation, weil dieselbe immer mehr die Teilung zu beherrschen und die Kohäsion zu überwinden vermag, nach und nach kleiner bis zu einem Minimum. Von hier an nimmt die Größe der Individuen wieder stetig zu etc. . . [3])." Es ist mir hohe Genugtuung, zu wissen, dass ein Physiologe vom Range Nägeli's die Möglichkeit, ja Notwendigkeit einer früheren Existenz des lebendigen Protoplasmas unabhängig von der uns gewohnten Individualisierung angenommen hat.

Nach dem Vorausgegangenen glaube ich somit, dass dauernde Kontinuität der Teile des lebendigen Plasmas innerhalb sehr weiter Grenzen eine primäre und notwendige Eigenschaft des Urplasmas war. Nur auf diese Weise ist eine einheitliche Funktion des Ganzen denkbar, und namentlich auch eine harmonische Änderung des

1) E. Haeckel, Generelle Morphologie der Organismen. Bd. I, 1866. p. 180—182. — Einen Fortschritt Haeckel gegenüber bedeutet die Auffassung von W. Roux betreffs sukzessiver Züchtung der Grundfunktionen des Lebens. Vgl. W. Roux, Gesammelte Abhandlungen zur Entwicklungsmechanik der Organismen. Leipzig 1895, Bd. I, 409—416.

2) C. v. Nägeli, Mechanisch-physiologische Theorie, p. 92.

3) C. v. Nägeli, ebenda.

Plasmas im Lauf der Zeit, oder die Anpassung. Denn gewiss steht die Entwickelung und Weiterdifferenzierung des Urplasmas in keinem Zeitabschnitt still. In einem räumlich sehr ausgedehnten Bezirk mögen zu jener Zeit die wesentlichen äußeren Bedingungen überall gleich gewesen sein; trotzdem wird es lokale, temporäre Unregelmäßigkeiten gegeben haben und diese sind nicht ohne Einfluss auf unser hypothetisches Urplasma. Eine lokale, sagen wir zufällig auftretende Änderung in den äußeren Bedingungen beginnt zunächst auf den betreffenden Teil des Urplasmas umgestaltend zu wirken. Da derselbe aber in beständiger Fühlung mit anderen Teilen steht, die normalen, durchschnittlichen Bedingungen ausgesetzt sind, so vermag der fremde Reiz nicht lokal eine „exzessive Variante" zu erzeugen, er wird gleichsam von dem einen Teil des Plasmas als vorübergehend oder zufällig „erkannt". Dieses „Erkennen" nun, wenn ich mich so ausdrücken darf, ist eben nur und ausschließlich durch die Kontinuität des Ganzen bedingt. Auf diese Weise, so denke ich mir, wird es erreicht, dass kein Hin- und Herflackern von Variationen stattfindet, die ja Erzeugnisse des Augenblicks wären, sondern dass die langsamen Veränderungen oder Anpassungen des Urplasmas im breiten Strom einheitlich und in strengster Abhängigkeit von dem wesentlichen Zustand der äußeren Bedingungen, gleichsam die Zukunft vorahnend, sich abspielen.

Indem so alle Teile in einem durch irgend welche äußere Schranken abgesteckten Urplasmasystem untereinander im ständigen innigsten Kontakt verbleiben und gleichsam sich miteinander allseitig mischen können, will ich den geschilderten hypothetischen Zustand als denjenigen der Panmixis bezeichnen[1]).

Wenn ich nun aber die dauernde Kontinuität der Urplasmateile als eine elementare Eigenschaft des Lebendigen anspreche, wie kommt es dann, dass, soweit Beobachtung lehrt, heute die lebendige Substanz immer und immer in selbständigen, voneinander unabhängigen Individuen, den Organismen auftritt? Wo bleibt da der postulierte notwendige Zusammenhang? Darauf gebe ich folgende Antwort. Der Zustand der Panmixis konnte im Laufe der Entwickelung nicht beibehalten werden. Im Dienste einer gesteigerten vegetativen Tätigkeit musste das einheitliche Urplasma in Individuen zerfallen — in erster Linie kam es wohl auf eine Änderung des Verhältnisses zwischen Masse und Fläche des lebendigen Plasmas

1) Leider ist dieser Name, dessen geeignete Wahl aus der weiteren Darstellung erhellt, mit einer unbedeutenden Änderung schon vor Jahren von Weismann für einen ganz anderen Begriff vergeben worden, nämlich — als Panmixie — für das Nachlassen der Selektionswirkung bei Organen, deren bessere oder schlechtere Entwickelung für den Kampf ums Dasein gleichgültig wird, und dieses Prinzip war lange Zeit hindurch die einzige Erklärung Weismann's für Verkümmerung nicht gebrauchter Teile. Da nun die beiden Namen in formaler Hinsicht doch nicht identisch sind, so glaube ich mit der obigen Wahl nicht unrecht zu handeln.

an (H. Spencer, Rud. Leuckart) —, die dauernde und allseitige Kontinuität der Plasmateile wurde aufgegeben, — als notwendiger Ersatz für dieselbe trat aber gleichzeitig mit der Individualisation eine periodische und zweiseitige Kontinuitätsherstellung auf, und dies ist die Amphimixis.

Tatsächlich! Denken wir uns einen Schwarm von etwa ciliaten Infusorien, alle angenommen zu einer Art gehörig, und beurteilen, was eigentlich durch den periodischen Konjugationsprozess für jedes einzelne Individuum erreicht wird. Wenn das Infusorium A mit B kopuliert, so enthalten alle von diesem Pärchen durch spätere Teilung erzeugten Nachkommen sämtlich die Keimsubstanzen A und B als ererbtes Gut beieinander. Dies gründet sich auf die am Anfang meiner Betrachtungen gemachte Annahme. Da nun jedes von diesen Nachkommen die Gelegenheit hat, ja physiologischerweise muss, mit einem Infusorium C, oder D, oder E u. s. w. zu konjugieren, und unter den so entstandenen späteren Generationen immer weitere, noch nicht ausgenützte Kombinationen gegeben sind, so ist es klar, dass mit der Zeit in einem jeden der Nachkommen die Komplikation der Keimsubstanz ins Ungeheure wachsen muss, und zwar besteht diese letztere aus den summierten Keimsubstanzen A, B, C, D . . . u. s. w. bis ins Unabsehbare, aus Keimsubstanzen, die alle im innigsten Kontakt nebeneinander aufgespeichert werden. — Auf diese Weise wird der materielle Kontakt aller individuellen Keimsubstanzen angestrebt und erreicht. Denn, wenn wir zunächst von der Zeit abstrahieren wollten und, innerhalb ausgedehnter räumlichen Grenzen, alle Konjugationen (die Ausnützung sämtlicher möglichen Paarungskombinationen vorausgesetzt), die sonst in bunter Mannigfaltigkeit die eine jetzt hier, die andere dann dort etc. sukzessive ablaufen, auf einmal und zugleich, im Nunc stans sich vergegenwärtigen könnten, so würden wir nicht entfernt daran zweifeln, dass die Summe unserer infusorienartigen Tierchen in dem gegebenen Zeitdifferential eine einheitliche zusammenhängende plasmatische Masse bildet. Da nun aber die Keimsubstanzen unsterblich sind und in der Zeit unverändert[1]) verharren, so wird im wirklichen zeitlichen Geschehen — ich gehe hier vom empirischen Standpunkt aus — ungeachtet dessen, dass in keinem Augenblick alle Individuen miteinander zusammenhängen, dennoch allmählich in jedem einzelnen von ihnen der materielle Zusammenhang sämtlicher Keimsubstanzen in periodischen Schritten aufgebaut.

Was bedeutet das aber?

Der allgemeine Zustand der Panmixis musste zugunsten eines

1) Unveränderlich sind hier die Keimsubstanzen nur in sehr weiten Grenzen gedacht; über ihre Veränderlichkeit vergleiche weiter unten.

intensiveren vegetativen Lebens — dies ist der treibende Faktor aller Entwickelung — aufgegeben werden, mit der Individualisation wurde eine höhere Organisationsstufe und was sonst noch erreicht. Aber mit dem Aufhören der Panmixis ist der einheitliche lebendige Makrokosmos, wenn ich so sagen darf, nicht in eine Masse unabhängiger Bruchstücke zerfallen, die dann auf immer voneinander isoliert, auf immer nur Teile des Ganzen, in geradliniger, sich nur dichotomisch verzweigenden Deszendenz ihre eigenen Bahnen in der Welt des Lebens einzuschlagen hätten, — nein, durch Amphimixis wird periodisch aber unaufhörlich in einem jeden Teil das Bild des Makrokosmos als ein Mikrokosmos aufgebaut, der Makrokosmos löst sich in tausend Mikrokosmen auf! Es ist, als hätte die Natur durch die Einführung der Amphimixis einen Kompromiss geschlossen zwischen Individualisierung und dem hypothetischen Zustand der Panmixis. Die Individuen sollen möglichst selbständig sein, sie sollen sich frei und unabhängig voneinander bewegen können etc.; aber andererseits sollen sie untereinander eine materielle Kontinuität bilden, sie sollen, gleichsam wie die Pflänzchen der Erdbeere durch Ausläufer verbunden, im beständigen Zusammenhang bleiben. Ein Ausweg bietet sich nur in der periodischen Mischung von Keimsubstanzen, wodurch die geforderte materielle Kontinuität in jedes einzelne Individuum hineinverlegt wird — so paradox das auch zunächst klingen mag —, die Kontinuität ist dann zwar nur in einem Miniaturbild vorhanden, aber sie ist da. Ein jedes Individuum entwickelt sich gleichsam auf einem unsichtbaren System von Rhizomen, welche die Keimsubstanzen von unzähligen Individualitäten miteinander vereinigen. Das bedeutet Verneinung der zu vegetativen Zwecken unentbehrlichen Individualisation, und wenn wir ein *Paramaecium* unter dem Mikroskop betrachten, würden wir auf den ersten Blick gar nicht ahnen, wie in diesem einen Teilstück des lebendigen Plasmas eine unendlich komplizierte Vielheit, ein Ganzes steckt, das durch unsichtbare Fäden mit der Summe von Individuen, welche die Art ausmachen, und welche unter verschiedensten Bedingungen verstreut leben oder gelebt haben, auf das innigste verkettet ist.

Die vorstehenden Betrachtungen erscheinen, auf die Protozoen angewandt, ganz besonders durchsichtig und klar. Komplizierter, wenn auch nicht im Prinzip, sondern durch Nebensächliches verschleiert, gestalten sich die Verhältnisse bei den Metazoen. Ich sehe mich darum veranlasst, einige an das Hauptthema sich anschließenden Fragen zu berühren.

Die Notwendigkeit des natürlichen Todes bei Vielzelligen denke ich mir in folgender, mit Weismann's Auslegung verwandter,

aber nicht identischer Weise. Wie für einen jeden Organismus, so besteht auch für die Metazoen die physiologische Notwendigkeit der Amphimixis, um den von mir postulierten materiellen Zusammenhang der Artvertreter im Miniaturbild in einem jeden Individuum aufzubauen, und zwar durch Summierung von Keimsubstanzen möglichst verschiedener Individuen. Zwei Lebewesen können sich aber nur im Zustand der Zelle miteinander mischen, sonst nicht, und auf diese Tatsache hat, im folgenden Zusammenhang, zuerst Weismann[1]), später Boveri u. a. hingewiesen. Damit ist die Trennung zwischen Soma und Keimzellen, ein periodisches Zurückgehen des Organismus auf den Zustand der Zelle, damit ist die Notwendigkeit der Ontogenese gegeben (Weismann). Wenn nun aber Weismann sagt, „dass für das Soma, nachdem es seine Keimzellen entlassen und damit seine Pflicht gegen die Art erfüllt hat, sein unbegrenztes Weiterleben überflüssig wurde und deshalb in Wegfall kam", und weiter, dass „falls das Weiterleben, die Unsterblichkeit des Soma notwendig für die Erhaltung der Arten gewesen wäre, sie durch Naturzüchtung auch erhalten worden wäre"[2]), so kann ich dem nicht beistimmen. Für mich liegt in der dauernden Unmöglichkeit einer Amphimixis zwischen den Somata verschiedener Individuen der zwingende physiologische Grund für den Tod des Somas. Es ist eine wunderbare Erscheinung in der organischen Natur, entwickelt auf Grund des Prinzips der Arbeitsteilung, wonach die Gestalt des Individuums zum Zweck eines intensiveren und vielseitigen Stoffwechsels sich zu einem Metazoon aufschwingt, mit dieser Komplikation, durch den Ausschluss der Amphimixis, notwendig den Keim des Todes erwirbt und so zur Fortpflanzung mittelst Keimzellen, welche eben die Möglichkeit einer Mischung gewähren, als Folge führt. Ein unsterbliches Soma wäre für die Art nicht nur „gleichgültig" und würde nicht nur „einen ganz unzweckmäßigen Luxus"[3]) bedeuten, sondern, ein ersprießliches Gedeihen des Ganzen auf die Dauer als Bedingung vorausgesetzt, wäre es physiologisch unmöglich. — Bei dieser Gelegenheit bemerke ich anhangsweise, dass Cholodkowsky, meiner Ansicht nach, ganz richtig die Ursache des Todes der Metazoen in ihrer Vielzelligkeit allein gesucht hat; allerdings, die speziellere Deutung dieses Autors, es handle sich dabei um Zerstörung des Organismus im Kampf der Teile, ist sicher irrig[4]).

Wenn ich das Vorhandensein eines natürlichen Todes bei Vielzelligen besonders zu begründen suchte, so setzte ich damit still-

1) Weismann, Aufsätze über Vererbung. Aufsatz III, p. 181, 182.
2) Weismann, Vorträge über Deszendenztheorie. Bd. I, p. 286.
3) Weismann, Aufsätze etc. Aufsatz I, p. 29, 34.
4) N. Cholodkowsky, Tod und Unsterblichkeit in der Tierwelt. Zoolog. Anzeiger, 1882, p. 265.

schweigend die Unsterblichkeit der Einzelligen voraus. In der Tat schließe ich mich der Weismann'schen Lehre von der potenziellen Unsterblichkeit der Monoplastiden an, allerdings mit einer Einschränkung, die aus dem folgenden ersichtlich ist. Ich glaube, dass der Weismann'sche Satz nur für allereinfachste einzellige Lebewesen gilt, die sich ausschließlich durch Zweiteilung fortpflanzen, ohne Bildung eines Restkörpers. Dies mag für viele Amöben und wohl auch Infusorien gelten. Indes schon bei den Bakterien lässt sich vom Erscheinen des natürlichen Todes des Individuums reden, und dies bei der Sporenbildung. So charakterisiert sich ein besonders fortgeschrittener Typus der Sporenbildung, der übrigens nicht ohne Vorläufer ist, nach A. Fischer dadurch, „dass nur ein Teil des Inhaltes zum Sporenkörper sich zusammenzieht. Es bleibt ein äußerst zarter, durch Plasmolyse nachweisbarer Wandbelag übrig, auf dessen Gegenwart wohl die Fortdauer der Schwimmbewegung während der Sporenbildung zurückzuführen ist. Die Geißeln werden nicht eingezogen und schwingen noch eine Zeitlang munter weiter, bis auch hier die reifen Sporen ganz aus den absterbenden Stäbchen befreit werden“ [1]). Das gilt z. B. für *Clostridium butyricum* (Prazm.). Die neugebildete Spore setzt als Keim das Leben fort; der plasmatische Wandbelag mit Geißeln und Zellmembran bleibt als sterbliche Hülle des Individuums zurück. Hier bietet sich auf die Frage Weismann's: „Wo ist denn die Leiche? was stirbt denn ab?“ von selbst eine Antwort dar[2]). Und ähnlich ist es bei vielen Gregarinen, z. B. nach den Untersuchungen Schaudinn's bei *Coccidium schubergi*, während der Bildung von Mikrogameten im Antheridium. Es wird nicht die ganze Plasmamasse des Antheridiums für die Bildung der Gameten verbraucht; diese schwärmen aus, um die Kontinuität des Lebens fortzusetzen, hingegen bleibt die Hauptmasse des Plasmaleibes des Antheridiums als großer, kugeliger Restkörper zurück und geht mitsamt den eingeschlossenen Resten des Karyosoma zugrunde[3]). Solcher Vorgänge ließen sich noch mehrere nennen. Ich glaube, in den herangezogenen Beispielen liegt lediglich ein gradueller Unterschied gegenüber dem natürlichen Tod der Vielzelligen: bei diesen ist die Leiche im Verhältnis zu den Keimprodukten groß, aus komplizierten Organen zusammengesetzt und darum ohne weiteres in die Augen fallend; bei jenen reduzieren sich die absterbenden Teile auf größere oder geringere Plasmamassen. Unsterblich sind nur die allereinfachsten Lebewesen und die Keimzellen. Sobald innerhalb der Einzelligen

1) A. Fischer, Vorlesungen über Bakterien. Jena 1903, p. 38 und 39, Fig. 22, c, d.

2) A. Weismann, Aufsätze etc. Aufsatz I, p. 30.

3) Ich entnehme diese Darstellung A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen. Jena 1901, p. 220 und 223, Fig. 220.

eine Differenzierung von besonderen Keimprodukten, sei es Sporen, sei es Gameten u. s. w. anfängt, da setzt auch, zunächst unmerklich, der natürliche Tod des Individuums ein, um allmählich, in aufsteigender Reihe, die für uns so grausam unverkennbare Gestalt anzunehmen. So gilt, denke ich, der Weismann'sche Satz in weniger schroffer Fassung, und auch hier würde der alte Spruch: „natura non facit saltus" seine Bestätigung finden können. Und wie ich mir die hervorgehobene Unsterblichkeit des näheren vorstelle, mag in Anlehnung an W. Pfeffer klargelegt werden: „Mit Wachsen und Neubilden wird aber dauernd innerhalb des lebendigen Gefüges tote Nahrungsmasse in die Struktur der lebendigen Substanz übergeführt. Nur die Struktur und Konstellation erhält sich in ewigem Wechsel und so kann es kommen, dass ein Nachkomme kein einziges derselben Atome aufzuweisen hat, die dereinst am Aufbau eines Ahnen beteiligt waren[1])."

---

1) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I, 1897, p. 30. — Der Weismann'schen Unsterblichkeitslehre schließt sich Th. Boveri an (vgl. Th. Boveri, Die Organismen als historische Wesen. Festrede. Würzburg 1906, p. 13). — Dass es in der berührten Frage auf quantitatives Verhältnis zwischen überlebender und sterbender Substanz ankommt, hatte vor mehreren Jahren schon Verworn gezeigt, indem er sich auf Resorption der Kerne resp. Kernteile während der Konjugation der Infusorien, und, was mehr besagt, auf das Absterben des extrakapsulären Protoplasmakörpers während der Sporenbildung bei *Thalassicolla* bezog. Vgl. M. Verworn, Allgemeine Physiologie, Jena 1895, p. 342, 343. Wenn indessen Verworn so weit geht, dass er sogar im Fall eines Protisten, der sich nur durch Wachstum und einfache Teilung erhalten würde, die Unsterblichkeit im Weismann'schen Sinne leugnet, so kann ich ihm darin nicht beistimmen. Verworn argumentiert: es ist ja charakteristische Eigentümlichkeit der lebenden Substanz, dass sie fortwährend zerfällt, d. h. sich in tote Substanz verwandelt; nur Leben als Bewegungskomplex stirbt nicht aus, unsterbliche Wesen im Sinne Weismann's kann es hingegen nicht geben (Verworn, l. c., p. 343, 344). Nun hat aber Weismann selbst im Jahre 1890 in einer nachträglichen Besprechung seiner Lehre darauf hingewiesen — Verworn ist dies offenbar entgangen —, dass der Körper der Einzelligen, wie alle lebende Substanz, dem steten Wechsel der Materie unterworfen bleibt (Weismann, Aufsätze etc. Aufsatz XI, p. 643). Und er sagt weiter: „Was ist also hier unsterblich? Offenbar nicht eine Substanz, sondern nur eine gewisse Form der Bewegung" (l. c., p. 643). „Eine unveränderte, unsterbliche Lebenssubstanz gibt es hier nicht, es gibt nur unsterbliche Bewegungsform organischer Materie" (l. c. p. 647). Damit wird aber der von Weismann erkannte Unterschied zwischen Einzelligen und Vielzelligen, für meine Auffassung in der oben entwickelten Form, nicht aus der Welt geschafft, wie das Verworn meint. Sollte auch ein Greis durch stetigen Stoffumsatz kein einziges der Atome beherbergen, die einst den Körper des Jünglings aufgebaut hatten, so ist doch darum der Greis während seines Lebens gewiss niemals „gestorben"! Und in diesem Sinne können und müssen einfache Protisten, die sich nur durch Teilung, etwa mit primitiven Kopulationsakt, vermehren, als unsterblich bezeichnet werden. — Über Auffassungen des Metazoentodes, die von der im Text vertretenen Ansicht abweichen, vgl. auch: A. Goette, Über den Ursprung des Todes. Hamburg und Leipzig 1883 (die Fortpflanzung ist der ausschließliche und letzte Grund des Todes), und E. Schultz, Über Verjüngung. Biol. Centralbl. Bd. XXV, 1905. — Nachträglich erst bin ich

Doch zurück zur Amphimixis! Wie bei Einzelligen so ist auch bei den Vielzelligen periodisch auftretende Amphimixis physiologische Notwendigkeit. In beiden Fällen wird durch dieselbe für jedes Individiuum ein immer sich erneuernder materieller Zusammenhang mit der Summe des Lebens, welche die Art ausmacht, bewerkstelligt. In diesem innigen Zusammenhang mit dem Ganzen verändert sich periodisch dem Lauf der Zeit entsprechend die einfachste Monoplastide, ohne jemals, trotz vielfacher Teilung, den natürlichen Tod und damit vollständige Neubildung, außer Wachstum, zu erleiden; der Körper wird nur, wie bei einer plastischen Substanz, umgestaltet. In dem gleichen Zusammenhang mit dem Ganzen, gleichsam in einem kondensierten Urplasma, wurzelt das Leben der Polyplastiden. Die Kontinuität des Lebens wird aber durch die Keimsubstanzen allein gesichert. Die Somata erscheinen als eine Reihe diskontinuierlicher Kurven, die nacheinander aus einer kontinuierlichen Kurve, derjenigen der sich summierenden Keimsubstanzen entspringen. Die Körper haben ihre Plastizität verloren und werden nach jedesmaliger Amphimixis in der Ontogenese neugestaltet.

Die Welt der Keimsubstanzen innerhalb einer Art ist das physiologische Korrelat des metaphysischen Begriffs der platonischen Idee. Hatte nicht Schopenhauer einen dem oben entwickelten im wesentlichen gleichen Gedankengang verfolgt, als er schrieb:

---

auf die Schrift M. Hartmann's, Tod und Fortpflanzung, München 1906, aufmerksam geworden. Hartmann bekämpft die Unsterblichkeitslehre Weismann's, ohne sie indes zu widerlegen. Gezeigt hat Hartmann in seinen an sich interessanten Ausführungen nur so viel, dass, wenn man einen anderen Ausgangspunkt in der Beweisführung einnimmt, als den Weismann'schen, man auch zu einem vom Weismann'schen abweichenden Schlussresultat gelangt. Dass aber zwingende Gründe vorliegen würden, den Ausgangspunkt Hartmann's einzunehmen (der Tod ist Stillstand der individuellen Entwickelung), das nachzuweisen hatte der Verf. nicht vermocht. Im übrigen ergibt es sich aus meiner Darstellung im Text, worin ich mit Hartmann übereinstimme; so die Deutung des während der Zerfallteilung bei vielen Protozoen auftretenden Restkörpers als Leiche, und diese Übereinstimmung habe ich mit Genugtuung begrüßt. — Vgl. auch Boveri's Äußerung über Hartmann's Standpunkt (Festrede 1906, p. 53, Anm. 6).

Bei diesem Anlass möchte ich nicht unterlassen zu betonen, dass die Einschränkung, welche Weismann's Lehre durch neuere Befunde auf dem Gebiet der Protozoenfortpflanzung erfährt — und auf welche im genannten Zusammenhang Verworn, Hartmann und ich hingewiesen haben — keineswegs den logischen Inhalt des Weismann'schen Postulats, sondern lediglich den Umfang dieses letzteren berührt. Der Weismann'sche Satz ist logisch unanfechtbar — man wollte denn die Häutung einer Schlange als natürlichen Tod derselben auslegen! „Es ist kaum glaublich", schließt Weismann seine letzte Darstellung des Problems, „dass eine so einfache und klare Wahrheit so lange verborgen bleiben musste, aber noch unglaublicher, dass, seitdem sie ausgesprochen wurde, sie als falsch, als Afterweisheit, als wertlos bis in die neueste Zeit hinein verhöhnt wurde" (Weismann, Vorträge etc. Bd. I, p. 285).

„Wie die zerstäubenden Tropfen des tobenden Wasserfalls mit Blitzesschnelle wechseln, während der Regenbogen, dessen Träger sie sind, in unbeweglicher Ruhe feststeht, ganz unberührt von jenem rastlosen Wechsel; so bleibt jede Idee, d. i. jede Gattung lebender Wesen, ganz unberührt vom fortwährenden Wechsel ihrer Individuen. Die Idee aber, oder die Gattung, ist es, darin der Wille zum Leben eigentlich wurzelt und sich manifestiert: daher auch ist an ihrem Bestand allein ihm wahrhaft gelegen[1]). Nur dass das in allem Wechsel Bestehende erst durch periodische Amphimixis zu dem wird, was wir an ihm bewundern, nur durch Amphimixis wird es möglich, dass im Einzelnen das Allgemeine und Vielfältige, unsichtbar und doch herrschend, zur Betätigung gelangt.

Betreffend die Summierung von Keimsubstanzen möchte ich noch wenige Worte nachtragen. Die Amphimixis erstrebt materielle Kontinuität zwischen Keimsubstanzen der Art, entsprechend dem dauernden Zusammenhang der einzelnen, auch noch so entlegenen Teile im ausgedehnten hypothetischen Urplasma. Diese Kontinuität, die in ein jedes Individuum gleichsam hineingelegt wird, kann nur dadurch zustande kommen, dass die durch periodische Amphimixis zusammenkommenden Keimsubstanzen, sie sind ja unsterblich, immer und immer wieder nebeneinander aufgespeichert werden, bis zu einer für uns unübersehbaren Komplikation. Das muss so sein, und wird, außer durch theoretische Forderungen, durch die mannigfaltigen Erscheinungen des Rückschlags — ich erinnere nur an das dreizehige Pferd Julius Cäsars — erhärtet. Wie aus dem Ausdruck „Kontinuität" folgt und wie ich das schon im Lauf der Darstellung angedeutet hatte, liegen die zahllosen Keimsubstanzen nicht etwa passiv, voneinander unabhängig, beisammen. Nein! Sie bilden eine Einheit, deren Teile in innigster Fühlung miteinander stehen, und die nach jedesmaliger Befruchtung neu konstituiert wird. In diesem Mikrokosmos schlagen fortwährend Lebenspulse von einer Feinheit, von der wir uns keine Vorstellung machen können, denn unsere Sinnesorgane sind einmal qualitativ auf die groben Vorgänge des vegetativen Lebens eingerichtet, und sie bleiben es auf immer, möge das Auge, mit dem Mikroskop bewaffnet, auch noch so gut der Quantität trotzen. — Aber die sich summierenden Keimsubstanzen denke ich mir nicht starr und unveränderlich. Ich glaube, dass hier zum mindesten zwei Faktoren zu berücksichtigen sind. Erstens hat ja jeder Komplex von Keimsubstanzen seinen vegetativen Träger, und dieser, resp. seine Deszendenten, leben naturgemäß unter etwas anderen

---

1) A. Schopenhauer, l. c., Bd. II, Über den Tod und sein Verhältnis zur Unzerstörbarkeit unseres Wesens an sich. p. 552.

äußeren Bedingungen als die übrigen Vertreter der Art. Dieses individuelle Leben ist es nun, welches dem Keimkomplex — von Befruchtung zu Befruchtung — eine besondere Färbung aufdrückt, und, ich möchte so sagen, den Ausgangspunkt der Kombinationen immer wieder von neuem verändert und verschiebt, so dass der noch nicht ausgenutzten Kombinationen kein Ende ist. In der wechselnden Stärke dieser individuellen Färbung sehe ich übrigens die Möglichkeit der Erklärung, warum ein Individuum, trotzdem es einer Vielheit entstammt, doch überwiegend die Züge eines der Ahnen tragen kann. In zweiter Linie denke ich mir, dass im Lauf der großen Zeiträume die ältesten Keimsubstanzen teils eliminiert werden, teils, wenn sie einen gesicherten Bestand für die eingeschlagene Entwickelungsrichtung bilden, Viele zu Einer, vielleicht vom höheren Rang, kondensiert werden. Im einzelnen kann ich das Gesagte nicht ausmalen und konsequent durchführen, ich wollte nur einigen Missverständnissen vorbeugen und ich glaube, dass folgender Ausspruch von Weismann den allgemeinen Sinn dessen, was ich im Auge habe, illustriert: „Die Ide eines Wurmes der Vorwelt können nicht unverändert heute das Keimplasma eines Elephanten zusammensetzen, auch wenn es ganz richtig ist, dass die Säugetiere von Würmern abstammen. Die Ide müssen sich seither unzählige Male umgestaltet haben durch Umbildung, Verkümmerung und Neubildung von Determinanten[1])." — Außer den genannten, relativ geringfügigen Änderungen im Keimbestand muss es notwendig langsam, aber andauernd wirkende, aus inneren, gleichsam zielbewussten Entwickelungsrichtungen entspringende Änderungen geben, und auf diese letzteren gründet sich die mannigfaltige Gestaltung der Lebewelt; Selektion legt, meiner Ansicht nach, nur die letzte ausgleichende und regulierende Hand. — Doch diese schwierigen Fragen würden mich zu weit vom Thema ableiten.

(Schluss folgt.)

The Desert Botanical Laboratory of the Carnegie Institution of Washington.

By F. E. Lloyd,
Member of the Staff.

The foundation of the Carnegie Institution of Washington by the generous endowment of Mr. Andrew Carnegie marked the beginning of the new era of scientific research in America. This was of course foreshadowed by the terms of the gift to science, and the results which have been attained in all fields of scientific activity since the latter part of 1902 have given grounds for the belief that, marked as the reward to knowledge has been, the

1) A. Weismann, Vorträge über Deszendenztheorie. Bd. II, p. 219.

future will see a normal but yet more rapid development of the Institution. This is assured by the appointment of Professor R. S. Woodward, formerly of Columbia University, a man of high scientific attainments and a keen appreciation of the function of science added to a remarkable gift of executive ability, as President, in the early part of 1905.

It is the purpose of this sketch to give an account of the work of the Carnegie Institution in the field of botany, aside, however, from that of the special Grantees, whose individual work, which has become known to botanists through the pages of the botanical magazines, has been carried on independently. I refer, in particular, to the Desert Botanical Laboratory. It will be of interest to trace briefly the historical development of the idea which culminated in the foundation and equipment of this particular branch of the Institution.

Among other advisory committees appointed during the first year of the existence of the Carnegie Institution, was one, naturally, on Botany. This Committee, consisting of Professor N. L. Britton, Professor John M. Macfarlane and Mr. Gifford Pinchot, with Mr. Frederick V. Coville as Chairman, presented a report embodying an extensive plan for the development of botanical research and containing a number of propositions of which one, which here interests us, was the following. "There should be established at some point in the desert region of the Southwestern United States a laboratory for the study of the life history of plants under desert conditions, with especial reference to the absorption, storage and transpiration of water." The report went on to point out that there existed up to that time nowhere in the world such a laboratory, although, as is well known, there were many laboratories in the humid regions of the earth. The economic importance in the long run, of such work, carried on under the freedom of the methods of pure science, were also pointed out[1]).

This idea immediately bore fruit in the appointment of a second committee which was requested "to go to the arid lands of the west and make such further recommendations as might seem to them best" The gentlemen thus appointed were Mr. Frederick V. Coville and Dr. D. T. MacDougal, two persons eminently fitted to undertake the task assigned to them. Mr. Coville had, in 1891, been a member of the now famous Death Valley Expedition, and this, together with his other desert experience, gave him the basis for a ripe judgement. Dr. MacDougal was also in the position of an expert, having carried out a number of extensive excursions into the markedly desert regions of the Southwest United States.

1) Car. Inst. Wash. Year Book, No. 1, 1902.

In order to the carrying out of the work, these two gentlemen travelled together through all the typical desert areas which promised suitable conditions, and the results of their study of the problem were embodied in a Report published under the title of "The Desert Botanical Laboratory of the Carnegie Institution"[1]). This is a volume of 58 pages, illustrated by 29 full pages plates reproducing typical illustrations of the deserts visited, and five figures. This paper included, besides the final conclusions of the Committee as to the most suitable position for the laboratory, a large amount of scientific information pertaining to the character of the soils and meteorological conditions of the areas treated of. An extensive bibliography, compiled by Dr. W. A. Cannon, was also an important feature of this publication, and has served as a guide in laying the foundations of a special library of the literature pertinent to the work of the laboratory.

During the excursion made by the Committee, the deserts of Texas, northern Chihuahua and Sonora in Mexico, New Mexico and Arizona were examined, and the conclusion arrived at was in favor of the region about the city of Tucson, in Pima County, in the Southern part of Arizona. The later developments have, it would seem, amply justified the choice, one which involved a number of considerations. There should be a typical and abundant vegetation of a drought resistant character to constitute the materials for research. A too severe climate had to be avoided, and the laboratory must be near enough to a centre of population for social and practical reasons, and these the city of Tucson and the surrounding deserts offered. The appreciation of the people of the city was expressed in the practical form of subsidies of land for the site of the building and to serve as a preserve for desert vegetation, the installation and construction of a water system, telephone, light and power connections, and of a road to the site of the laboratory, about two miles distant.

The same committee was continued as a Directorate of the Laboratory, and the plans for the building were drawn up under their supervision. Upon completion, Dr. W. A. Cannon then at the New York Botanical Garden, was appointed Resident Investigator, and took immediate charge. During the first year investigations were carried on at the Laboratory by Dr. W. A. Cannon, Dr. D. T. MacDougal, Professor V. M. Spalding, E. S. Spalding, Dr. B. E. Livingston and Professor F. E. Lloyd, and these, with the exception of Dr. Livingston continued their work during the whole or a part of the following year.

These two years have to be considered as a period of testing

1) Car. Inst. Wash. Publication 6, 1903.

the various methods of promoting research by the Board of the Carnegie Institution, and at its close, a plan was proposed by the President, Professor Woodward, by which the resources of the Institution are henceforth to be used chiefly in forwarding the investigations in progress at the various special stations and laboratories which have been founded under its auspices, in contradistinction to the making of a large number of small special grants. Thus the Desert Botanical Laboratory becomes now the centre of a Department of Botanical Research, and the Directorship has been given to Dr. D. T. MacDougal, recently Assistant Director of the New York Botanical Garden, and a member of the original advisory committee.

The city of Tucson, near which the Laboratory stands, with a population of 15000 is situated in the valley of the Rio Santa Cruz, its position being central with respect to the deserts of California, Mexico, Texas, New Mexico and Northern Arizona, an area embracing 12° of latitude and 16° of longitude roughly speaking. With an elevation of 2,390 feet above sea level, it has a dry and bracing climate, and thought hot in the summer, still on account of the low relative humidity, not uncomfortable. The soil is a fine clay or "adobe" underlaid in most of the area by a hard pan of white material derived by the leaching out of the soil, and known locally a "caliche". Without doubt, wherever this caliche occurs it is a prominent factor in the determination of the character of the vegetation. Two miles to the westward are to be seen the out posts of the Tucson Mountains, rugged hills of volcanic origin. On the more gradual northerly face of one of these stands the laboratory, a building appropriately constructed of volcanic boulders. The style in simple and well adapted to the climate. The thick stone walls heat slowly, particularly as they are for the most part protected from the direct rays of the sum by a widely overhanging roof. This latter is so constructed as to form a large ventilatel air chamber, thus affording a protection against the intense insolation as well as affording comfort to the occupants by modifying the intense light.

The original building was in the form of the letter L with the longer extension facing the north. At the present time an addition is approaching completion which doubles the capacity of the building. The main portion, facing the north is 126 feet long, two lateral wings extending southward from either end to a length of 36 feet. The new wing will be in part a glass house 20 feet long for experimental purposes. The breadth of the main portion of the building is 23 feet, of the wings 19 feed. The interior is suitably broken up into rooms, including a main general laboratory, offices, stock-room, photographic dark room, constant temperature

chamber, cut into the rock below the level of the floor, and special laboratories. A deck for the mounting of meteorological instruments surmounts the roof. The interior finishing is in California Redwood. Fire places and lavatory render the whole a commodious and well equipped building large enough for some years to come.

The surrounding country presents features of rare beauty. To the northeast stands the range of the Santa Catalina Mountains, its rugged topography standing out in bold relief when the sun lies low in the heavens. Between, lies a low, level or gently undulating mesa for a distance of fifteen miles, covered chiefly with a uniform growth of *Covillea* (*Larrea*) *Mexicana*. In the water courses are a few cottonwoods (*Populus* sp.) giving way to mesquite (*Prosopis velutina*) on the adjacent flats and better watered rising ground. Here too is found a species of *Palo verde* (*Parkinsonia Torreyana*) another species (*P. microphylla*) of which is found affecting the rocky foot-hills. Interspersed with the greasewood or creosote-bush (*Covillea*) of the mesa are several species of *Opuntia*, among which a "Cholla" is the most conspicuous. This plant, and other closely recated species were formerly used by the Apache Indians as a means of torture, and it appears that they did not underestimate the effectiveness of these plants for this purpose. The penetration of the spines causes exquisite pain, and few botanists escape the experience at some time or other. The mountains themselves, on account of their elevation, offer a wider vertical range of vegetation, the higher ridges being the home of the pines and cedars. The main ridge, of which Mount Lemmon is the highest peak, is heavily forested with yellow pine (*Pinus ponderosa*) and Douglas Spruce (*Pseudotsuga*). Thus we may pass in a few hours journey on horseback from the vegetation of the desert mesa to the dense forest, where snow, on the northerly slopes at least, stands the whole year round.

To the east may be seen the Rincon Mountains, the most prominent feature being the bold rounded height of the Tanque verde. Further to the southward stand the Santa Rita Mountains, while at still greater distances rise to other ranges, all with great stretches of mesa lying between.

In the more immediate vicinity of Tucson the vegetation may be divided for the purposes of this description into two formations, that of the mesa, and that of the rocky foothills. I have already mentioned the leading plants of the former. The foothills bear a more varied flora, and perhaps the most characteristic of the region. It is here that we find the great cactus, *Cereus giganteus*, or saguaro. The columnar stems of this great plants stand in numbers overtopping the rest of the vegetation. The commonest shrub, or rather

small tree is the palo verde (*Parkinsonia microphylla*) but we find intermingled with it a Celtis, a Lycium, and more notably, the Ocotillo (*Fouquieria splendens*). In the spring the whip like branches each bears a mass of scarlet flowers, and make a gorgeous show. Of the still smaller shrubby growths are, more prominently, the Franseria and an Encelia, both furnished with woolly leaves. The latter makes in the month of April a splendid mass of yellow flowers. These are of course supplemented by very numerous annuals and smaller perennials. Several species of cacti, in addition to the above are present. Two species of flat-stemmed *Opuntia*, and an arborescent type, *Opuntia versicolor*, a small *Mamillaria*, a small *Cereus* (*C. Fendleri*), with fine magenta flowers, and a barrel Cactus, *Echinocactus Wislezeni*, are the chief. Other localities afford numerous other species, but I have mentioned these few merely to suggest the richness and general character of the flora.

The distributional relations of this vegetation may be indicated in a general way by the following data, kindly supplied to me by Professor V. M. Spalding. Within the boundaries of the Laboratory reservation there are 146 genera and 195 species of these genera, 70 are world wide in their distribution, while 34 are common to N. and S. America, 19 of these following the Cordillera north and south. Of the lot, 28 are limited to Arizona and adjacent territory, or extend along the mountains of western N. A. Of the species, 163 are restricted to their speculiar area in Arizona and adjacent territory. 13 ware idely distributed in n. A., 7 are common to N. and S. America, while only three, aside from introduced weeds, are found in the eastern and western hemispheres.

The whole area of ground which pertains to the Laboratory covers 860 acres, all of which is now fenced in and thus protected from damage by animals. The area includes a stretch of mesa cut by a "wash" that is a small stream bed usually dry, excepting during heavy rains, and, for the major portion, of the volcanic foothills on which the building stands.

I append a summary of the work which has thus far been carried on at the Desert Botanical Laboratory by those who have been officially connected with it during the period up till the present time.

Dr. MacDougal has been engaged in field work and explorations in the American deserts for the U. S. Government and for the New York Botanical Garden since 1891. Since, his connection with the Desert Laboratory he has cooperated with Mr. F. V. Coville in a general geographical study of the North American Deserts, and has devoted special attention to the arid regions about the head of the Gulf of California in which opportunity has been taken to make some general comparisons betwen the mesophytic vegetation of the delta of the Rio Colorado, and the adjacent deserts. One

of the most interesting generalizations obtained set forth the fact that plants with storage organs for water were given highly characteristic of arid regions in which the total precipitation occurs within a very short period each year, these structures being noticeably absent from plants of regions which receive a scant rainfall redistributed in small quantities throughout the year.

Dr. W. A. Cannon came to the Desert Laboratory as Resident Investigator in the autumn of 1903 and since then has been engaged on studies on the transpiration and the structure of the desert plants in the vicinity of the Laboratory. Some of the results of the studies on transpiration may be briefly presented.

By a method perfected at the Laboratory[1]) the transpiration of plants was observed at different seasons while they were growing undisturbed in their habitats. Among other things it was learned, other things being equal, that a marked acceleration of rate took place with an increase in the available water supply. This was noted in leafless as well as in leafy forms, and in the latter with or without an increase in the area of the transpiration surface. The variation in rate between seasons of extreme drought and seasons of rain was very marked particularily in leafy forms. In *Fouquieria splendens*, for instance, the ratio was 1 : 32. But in the leafless plants it was much less. The highest rate noted for the leafy condition of the leafy forms of typical desert perennials was quite as high as the rate of the desert annuals or of such mesophytic plant as the sugar beet. The minimum of the former, however, is probably much more than that of the latter class.

In addition to work on independent plants some observations were made on the transpiration of the parasitic Phoradendron and its hosts. The rate of transpiration of the mistletoe is frequently greater than that of the host. The studies show, however, that the rate may be a variable one, being higher near the main stem of the host than more remote from it. That is, the variation may be associated, as is the case in the independent plants, with the variation in the water supply.

Under a grant from the Carnegie Institution Dr. B. E. Livingston spent the major portion of the summer of 1904 at the Laboratory, studying the moisture conditions of the soil and atmosphere, under which desert plants are obliged to exist during the summer season. A summary of this work may be given as follows. 1. The deeper soil layers of the hill on which the Laboratory stands contain at the end of the dry season, and thus probably at all times, a water content adequate to the needs of those desert plants which are active through the months of drought. This con-

1) Bull. Torr. Bot. Club, 32 : 515. 1905.

servation of soil moisture is largely due to the high rate of evaporation and the consequent formation of a dust mulch. It is partly due to the presence of rock fragments and of a hard pan called caliche.

Desert forms show an adaptation to existence in dry soil, being able to exist in soils somewhat dryer than those needed by plants of the humid regions. This adaptation is however comparatively slight, and cannot be considered of prime importance.

The downward penetration of the water of precipitation is slow through the adobe soil itself, but comparativlely rapid on the whole, on account of the presence of numerous oblique rock surfaces along which the flow is not markedly impeded.

By the middle of the summer rainy season all of the soil excepting the first few centimeters is sufficiently moist to allow germination and of growth most plants. The surface itself is often wet for several days at a time during the period of summer rains.

The seeds of *Fouquieria splendens* and of *Cereus giganteus* fail to show any special adaptation to germination in soils dryer than those needeed by seeds of such mesophytes as *Triticum* and *Phaseolus*. Immediately following germination the seedlings of desert plants exhibit a slow aerial growth but an excedingly rapid downward elongation of the primany roots so that these should soon attain to depths where moisture is always present in adequate amount for growth.

The high moisture retaining power possessed by the soil of the laboratory hill holds near the surface much of the water received from single showers, and offers excellent opportunity for the rapid absorption of this by such shallow rooted forms as the cacti.

The saps of *Cereus*, *Echinocactus* and *Opuntia* exhibit osmotic pressure no higher than those commonly found in plants of the humid regions.

The effect of air currents in increasing evaporation and transpiration rates is so great that reliable measurements of transpiration cannot be made in closed chambers.

By means of a new method, involving a newly devised evaporimeter, a physiological regulation of the rate of transpiration was shown unquestionably to exist in the forms studied. This regulation appears to be most probably due to stomatal action responses.

The regulation of transpiration seems to be controlled by air temperature, the checking of water loss beginning to be effective between 79° and 90° F., and the check being removed between 75° and 80° F.

The ratio of transpiration rate per unit of leaf surface to evaporation rate per unit of water surface is termed relative transpiration. Relative transpiration is reduced by the regulatory response

from unity in the high periods to from $^1/_{12}$ to $^1/_{16}$ in the low periods.

Professor V. M. Spalding began his work at the Desert Laboratory in the autumn of 1903, having received leave of absence from the University of Michigan for this purpose. He undertook an investigation of the biological relations of certain desert shrubs which exhibit a wide range of adaptibility, retaining more or less pronounced mesophytic habits, but capable of surviving extreme drouth and usually classed as typical xerophytes. The success of these plants in resisting infavorable conditions, though manifestly due in large measure to the perfection of their arrangements for preventing excessive transpiration, is also to be attributed to a remarkable combination of favorable structures and habits. The close relation existing between rate of transpiration and available soil moisture was demonstrated in the case of various species in accordance with results previously obtained by Aloi and Feruzza, and experiments to determine the relation relative efficiency of several methods of supplying water to the roots of the same plants have been carried out with definite results. In 1904—1905 Professor Spalding, under a grant from the Carnegie Institution, conducted an investigation regarding the absorption of water and water vapor by the leaves and shoots of desert plants. It was found that different species differ widely in their capacity for subaerial absorption. It does not appear that this is of direct physiological importance, though it may become an advantage indirectly by preventing excessive transpiration, and may even result in leaf formation, as was shown by Lloyd in the case of *Fouquieria*. This work has been continued through the early part of the present year during which a more comprehensive study, including certain habitat relations of plants growing in the vicinity of the Desert Laboratory, had been in progress.

F. E. Lloyd spent two summers at the Laboratory which were occupied in a study of the physiology of stomata, and this work is now being continued in residence. The plants examined in particular are the *Ocotillo* (*Fouquieria splendens*) and a verbena (*V. ciliata*). It has, in the first place, been found possible to preserve stomata in their natural form so that the size of the openings may be studied with great exactitude. The result of the work may be summarized as follows, all statements applying to both plants except when otherwise mentioned.

The rate of transpiration is not controlled, except perhaps with in broad limits, by the size of the stomatal openings. Very marked changes in the rate either increasing or decreasing it, may occur without any a preciable change in the stomata. It is therefore to be concluded that in these plants the stomatal mechanism

hardly be regarded as regulatory of transpiration in the sense of certain previous students.

This conclusion is strengthened by the results of experiments on wilting, which in Verbena, show that, not only does an opening of the stomata previous to wilting, as held by Leitgeb and Fr. Darwin, fail to occur, but the closure actually lags behind. Thus the teleoligical significance of stomata on this score may very seriously be called into question.

Numerous experiments have shown that, under constant conditions and in the total absence of light, the curve of transpiration shows at about 6 A. M. a maximum which apparently must be interpreted in terms of habit, that is as „eine von äußeren Einflüssen unabhängige Periodizität", thus giving support to Unger, Sachs and Sorauer. This periodicity may not be interpreted as supposed by Fr. Darwin and C. C. Curtis, to be dependent upon stomatal movements.

The stomata of the plants studied are found to be devoid of chlorophyll, and this has been found true of a very considerable number of others. Contrary to the general supposition, these stomata are quite as active, or indeed more so than in some instances. as those possessing chlorophyll. This fact, led the writer to examine with great care the daily course of stomatal activity, with respect not only to the movements, but also to the conditions of the contents of the guard cells. It was found that the maximum opening occurs in the summer at nine A. M. and continues till twelve M. The stomata then close slowly during one to three hours, and remain almost closed till sunrise on the following day. Further light is thrown upon this procedure by the behavior of the contents of the guard cells in *Verbena*, in which the amount of starch is observably variable. The maximum starch content is to be found during the night and till sunrise. At this time the starch begins to undergo depletion, until it is reduced to a minimum at from nine till 11. 30 A. M. according to the time of the year, the higher temperatures hastening the depletion. Very soon the reverse takes place, and the amount of starch again increases. This occurs in the dark, and at both ends of the spectrum separately, and also in the absence of Carbon dioxid. The stimulus of light seems however to be necessary to the opening of the stomata. We are thus able to differentiate two distinct processes, mechanical and nutritive. and to follow these separately. In addition to the starch content there is present a certain times an oil[1]) presenting, in some regards an inverse action to that of the starch. It is present in

1) Oil has of course been observed by various students in the guard cells of stomata.

minimum amounts in the early morning, but increases materially during the period in which the starch is being depleted. After the maximum amount is reached, it again disappears, and at night none is present. Its behavior in the dark and in the absence of CO_2 is not yet fully understood, and there is collateral evidence that this substance is not concerned in the intimate physiology of the stoma, at any rate as regards the movements. The evidence thus afforded indicates that the physiology of the guard cell is distinctly different from that of the chlorenchyma cells[1]). The guard cell plastids are secretory but not a carbon-assimilative (photosynthetic) and the movements result from enzymatic activity stimulated by light and controlled by temperature, a view outlined, but hardly supported by convincing evidence, by F. G. Kohl, and finding collateral evidence in the work of Green upon the relation of enzymes to the various lights.

The evidence may not here be enlarged upon, but it may be asaid that it throws considerable new light upon the old and vexed question of stomatal physiology.

It may be added in conclusion that the research, the bare outlines of which have been given above, indicate in general the trend which the work to be carried out at the Desert Laboratory will be made to take in the future.

K. Escherich, Die Ameise, Schilderung ihrer Lebensweise.

Mit 68 in den Text gedruckten Abbildungen. 8°, XX und 232 S. Braunschweig, 1906. Verlag von Fr. Vieweg und Sohn.

Unsere Kenntnis der Lebensweise der Ameisen ist in den letzten Jahrzehnten durch zahlreiche in- und ausländische Forschungen so erheblich vermehrt worden und das allgemeine Interesse für dieselben hat sich zugleich so sehr gesteigert, dass eine knappe, übersichtliche Zusammenfassung derselben dringend erwünscht war. Sowohl dem Naturforscher, der, ohne selbst Ameisenbiologe zu sein, doch die Ergebnisse dieser Wissenschaft kennen lernen will, als auch dem gebildeten Laien wird daher die vorliegende Schrift Escherich's über die Ameise sehr willkommen sein. Sie hat die Aufgabe, die einer solchen Schrift gestellt werden muss, die Forschungsresultate gründlich, allseitig und in übersichtlicher Kürze zusammenzustellen, in wirklich vortrefflicher Weise gelöst. Dass in manchen Punkten noch Ergänzungen oder Verbesserungen für eine neue Auflage angebracht werden können, ist bei einer so umfassenden Arbeit selbstverständlich. Auch die Ausstattung der Schrift Escherich's ist durchaus zweckentsprechend.

---

1) The chloroplasts offer a constant and close check upon the conditions of the starch content of the guard cell plastids.

Die zahlreichen Textfiguren sind gut ausgewählt und gut wiedergegeben.

Hier kann nur eine kurze Uebersicht über den Inhalt der Schrift gegeben werden; die Literaturverzeichnisse am Schlusse der einzelnen Kapitel bieten jedem Gelegenheit, sich eingehender über die betreffenden Publikationen zu orientieren.

Die Einleitung behandelt kurz die Systematik, die geographische Verbreitung, die Grundrisse des sogen. Staatenlebens der Ameisen, ferner die verschiedenen Einrichtungsmethoden künstlicher Nester und endlich die Geschichte der Ameisenkunde. Peter Huber's Verdienste, dessen klassische „Recherches sur les moeurs des fourmis indigènes" (1810) die moderne Ameisenbiologie inauguriert haben und auch heute noch in manchen Punkten unübertroffen sind, hätten wohl mehr hervorgehoben werden müssen. Bezüglich der Lubbocknester hält Referent die Watte zwischen Glas- und Holzrahmen, die Escherich empfiehlt, nach seinen zwanzigjährigen Erfahrungen für vollkommen entbehrlich und auch für hinderlich für den sicheren Verschluss und die Reinlichkeit der Nester, da viele Ameisen die Watte allmählich ins Nest hineinzupfen.

Das erste Kapitel, vielleicht das gediegenste im ganzen Buche, bildet die Morphologie und Anatomie der Ameisen. Die äußere und innere Organisation des Ameisenkörpers wird nach den neuesten Ergebnissen kurz und zutreffend dargelegt. Das zweite Kapitel handelt über den Polymorphismus im Ameisenstaate. Die verschiedenen typischen und atypischen Formen in der Ameisenkolonie, die Funktionen dieser verschiedenen Formen und ihre Arbeitsteilung werden übersichtlich geschildert und auch die mutmaßliche Entstehung des Polymorphismus kritisch geprüft. Nach Escherich waren die ältesten Ameisenahnen auch im weiblichen Geschlechte geflügelt. In ontogenetischer Beziehung neigt er zur trophogenen Erklärung der verschiedenen Kasten (mit Emery und Wasmann). Zur experimentellen Bestätigung der Pseudogynentheorie Wasmann's[1]) wären außer Viehmeyer's Versuchen (S. 52) auch die von Wasmann 1905 in den Mitteil. d. Schweiz. Entom. Gesellsch. (XI. Heft 2, S. 69—70) kurz erwähnten Experimente von 1900—1904 anzuführen, die dasselbe Resultat ergaben. Bezüglich der Arbeitsteilung in den gemischten Kolonien (S. 47 u. 127) finden sich bereits ältere Beobachtungen Wasmann's über das Verhalten der einzelnen Arten und Individuen (in den „Vergleichenden Studien über das Seelenleben der Ameisen" 2. Aufl. 1900, S. 17ff., 22ff.).

Im dritten Kapitel wird die Fortpflanzung der Ameisen, die Befruchtung, die Gründung neuer Kolonien, die Weiterentwickelung und der Verfall der Kolonien, die Metamorphose und Brutpflege kurz und übersichtlich besprochen, was bei der großen Mannigfaltigkeit der einschlägigen Fälle keine leichte Aufgabe war, die dem Verf. jedoch gut gelungen ist. Zu S. 58 wäre zu be-

1) Das Zitat S. 52 Z. 10 muss heißen 1895 statt 1885.

merken, dass Adlerz (Myrmekologiska studier II. 1886, p. 117) bei *Formica rufa* häufig die Paarung im Neste beobachtete und geneigt ist, dies auch auf andere *Formica*-Arten auszudehnen. Die manchmal sehr beträchtliche Zahl von Königinnen in einem *Formica*-Neste[1]) würde sich dadurch nach der Ansicht des Referenten am leichtesten erklären lassen, obwohl Inzucht bei *Formica* trotzdem nicht die Regel bilden dürfte. Auf S. 59 ließen sich die etwas unbestimmten Angaben durch die Beobachtungen von Adlerz und Wasmann über *Formicoxenus* und *Anergates* fester gestalten (vgl. Wasmann, Die zusammengesetzten Nester 1891, S. 33 u. 134). Die Paarung von *Formicoxenus* erfolgt auf der Oberfläche der *rufa*-Haufen, jene von *Anergates* im *Tetramorium*-Neste. Bezüglich der Koloniegründung von *Formica rufa* (S. 69) möchte Referent hier beifügen, dass er im April und Mai 1906 bei Luxemburg zwei junge *rufa-fusca*-Kolonien (den Stadien 1 und 3 der *truncicola-fusca*-Kolonien entsprechend) fand. Zur Parthenogenesis der Ameisen (S. 70) sei auch auf die Beobachtungen im Biolog. Centralbl. XI. 1901, Nr. 1) verwiesen. Neuerdings hat Referent festgestellt, dass in freier Natur eine Kolonie von *Formica pratensis* nach Verlust ihrer Königin noch mehrere Jahre lang Millionen von Eiern produzierte, aus denen Tausende von Männchen sich entwickelten (Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiologie 1906, 1. Heft). Eine derartige Parthenogenesis der Arbeiterinnen ist ohne Zweifel auch von Bedeutung für die Vererbung von Arbeitereigenschaften durch Vermittlung der Männchen, welche sich mit den Weibchen aus anderen Kolonien kreuzen. Unter den Autoren, welche über unbedeckte (kokonlose) Puppen von *Formica* bezw. *Lasius* berichten (S. 77), wären auch Meyer (1854), Schenk, Adlerz und Wasmann zu erwähnen.

Den Nestbau der Ameisen, der eine große Mannigfaltigkeit der Formen umschließt, behandelt das vierte Kapitel. Escherich unterscheidet Dauernester, Wandernester und Nebenbauten. Die ersteren teilt er mit Forel in acht verschiedene Gruppen ein, in Erdnester, Holznester, Marknester, kombinierte Nester (eigentliche „Ameisenhaufen"), Nester in schon vorhandenen Höhlungen, Kartonnester und gesponnene Nester, zusammengesetzte Nester und Nester der gemischten Kolonien. Die beiden letzten Abteilungen sind jedoch den vorigen nicht koordiniert. Reine Erdnester ohne Oberbau sind viel häufiger als der Verf. (S. 85) glaubt, besonders bei *Myrmica*, *Tetramorium* und *Lasius*. Es hängt ganz von der Bodenbeschaffenheit ab, ob sie mit einem Oberbau aus Erde verbunden werden oder nicht. Die Maximalgröße der *rufa*-Nester (S. 92) ist nicht bloß nach der Höhe, sondern hauptsächlich nach dem Umfange der Haufen zu beurteilen. Ref. hat (Biol. Ctlbl. 1905, S. 196 u. 197) solche von 15 und 16 m Umfang gemessen. Die Angabe S. 97 über riesige Kartonnester von *Cremastogaster Schenki* auf Madagaskar

1) Selbst bei *F. fusca*, die kleine Kolonien hat, traf ich im Frühling 1906 bei Luxemburg häufig mehrere, sogar 6—10 Königinnen in einem Neste.

stammt aus Sikora's Beobachtungen[1]). Bezüglich der Nester der Dorylinen herrscht, wie der Verf. mit Recht bemerkt (S. 102) noch manches Dunkel. Einige *Eciton* Brasiliens (*praedator*, *coecum*) haben außer den Wandernestern auch noch Dauernester (nach den Beobachtungen von Rengger, v. Ihering, Badariotti). Luja hat neuerdings am unteren Kongo (bei Sankuru) sogar ein Nest von *Anomma Wilverthi* gefunden, dessen Gäste von den Begleitern der Anommazüge völlig abweichen; vielleicht ist jenes Nest als ein Dauernest zu deuten.

Das fünfte Kapitel fasst die Erscheinungen der Ernährung bei den Ameisen zusammen. Zuerst werden die allgemeineren Verhältnisse der Aufnahme, Verteilung und Beschaffung der Nahrung dargelegt; dann folgen die besonderen Ernährungszweige der blattlauszüchtenden Ameisen, der Honigameisen, der körnersammelnden und der pilzzüchtenden Ameisen. Es ist hier ein reiches Beobachtungsmaterial gut zusammengestellt und gesichtet. Die psychologische Beurteilung (instinktives Rechnen der Ameisen mit der Zukunft) ist eine recht maßvolle. Über verschiedene Lebensgewohnheiten der Ameisen berichtet das sechste Kapitel. Hier werden die Reinigungsinstinkte der Ameisen, ihre Schutz- und Verteidigungsmaßregeln, ihre Kämpfe, Wanderungen, Krankenpflege. Spiele u. s. w. besprochen. Die sogen. Begräbnisse und intelligenten Brückenbauten der Ameisen werden von Escherich (mit Wasmann) auf den Reinlichkeitssinn dieser Tiere zurückgeführt (S. 126). Bezüglich der ebendort erwähnten „lebenden Brücken", welche Wanderameisen über kleinere Wasserläufe bauen sollen, liegt ebenfalls eine sehr einfache Erklärung nahe, auf welche Referent hier aufmerksam machen möchte. Greift man aus einem Glase mit Spiritus, das einige Tausend toter *Anomma* enthält, mit der Pinzette einige Ameisen heraus, so reiht sich an dieselben oft eine lange Kette von vielen hundert Ameisen, die alle mit ihren Klauen aneinander hängen. *Eciton* und *Anomma* haben nämlich sehr lange Beine mit stark entwickelten Klauen. Hierdurch dürfte auch den lebenden Ameisen das Ueberschreiten eines Wasserlaufs bedeutend erleichtert werden; sobald das vordere Ende der im Wasser flottierenden Kette irgendwo festen Fuß gefasst hat, können die übrigen über diese „lebende Brücke" hinüberziehen. Zu S. 130 wäre zu bemerken, dass auch bei einigen unserer einheimischen Ameisen, welche in kleinen Kolonien unterirdisch leben, das „sich totstellen" die Regel ist, besonders bei *Myrmecina Latreillei* (*graminicola*). Die S. 131 (nach Wasmann) erwähnten kämpfenden Ameisenknäuel beziehen sich auf *Tetramorium*, nicht auf *Tapinoma*.

Im siebten Kapitel folgt die soziale Symbiose der Ameisen, d. h. die Beziehungen der Ameisengesellschaften zueinander und zu anderen sozialen Insekten (Termiten). Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen werden hier in ihren mannigfaltigen Formen übersichtlich geordnet vorgeführt. Die

1) S. 99 u. 105 muss es Edw. Jacobson heißen.

phylogenetischen Stufen der Entwickelung und Degeneration des Sklavereiinstinktes sind besonders berücksichtigt (S. 146—155). Da es sich hierbei ohnehin nicht um eine einzige reale Entwickelungsreihe handelt, sondern um mehrere, die von verschiedenen Gattungen zweier Unterfamilien der Ameisen ihren Ausgangspunkt nahmen[1]), könnte auch *Tomognathus sublaevis*, der S. 155 am Schlusse angeführt wird, vielleicht besser seinen Platz innerhalb jener Reihe finden, etwa zwischen der 5. und 6. Stufe. Es sei noch bemerkt, dass Wheeler in einer neuen Arbeit[2]) den von ihm selbst 1905 angenommenen, von Wasmann gleichzeitig (Biolog. Centralbl. 1905) näher ausgeführten, auch von Escherich hier akzeptierten, phylogenetischen Zusammenhang der temporär gemischten Kolonien mit den dauernd gemischten (Sklavenhalter) nicht mehr gelten lassen will. Dem Referenten scheinen allerdings Wheeler's neue Einwendungen keineswegs überzeugend zu sein.

Die individuelle Symbiose der Ameisen mit anderen, nichtsozialen Tieren (Myrmekophilie) bildet den Gegenstand des achten Kapitels. Escherich behandelt auch hier das ungeheuer reichhaltige Beobachtungsmaterial in übersichtlicher Gruppierung, wobei er hauptsächlich an Wasmann (1902) sich anschließt. Er stellt jedoch die Trophobiose als „aktive Beziehungen" der Ameisen zu ihren Gesellschaftern der Myrmekophilie im engeren Sinne gegenüber, welche die „passiven Beziehungen" der Ameisen zu ihren fremden Nestgenossen umfassen sollen. Die letzteren teilt er dann in Synechthrie, Synoekie, Symphilie und Parasitismus. Dem Referenten scheint allerdings die obige Scheidung in aktive und passive Beziehungen nicht durchführbar, da die Ameisen auch zu vielen echten Gästen (Symphilen) in aktiven Beziehungen stehen. Ferner steht die Symphilie nicht in so enger Beziehung zum Parasitismus (sensu stricto) wie Escherich will, der sie (S. 171) schlechthin als eine „soziale Krankheit" hinstellt. Das echte Gastverhältnis ist in sich selber keine soziale Krankheit der Ameisenkolonien; denn sie beruht auf demselben Naschhaftigkeitstriebe, der auch der Trophobiose zugrunde liegt, und auf demselben Adoptionsinstinkte (Ausdehnung des Geselligkeits- und Brutpflegeinstinktes auf fremde Wesen), der auch zur Gründung der gemischten Ameisenkolonien führt. Ihrem Wesen nach ist die Symphilie somit keine „Krankheitserscheinung", obwohl sie in ihren extremsten Äußerungen (z. B. *Lomechusa*-Zucht) einen pathologischen Charakter annimmt, wie Referent bereits früher wiederholt gezeigt hat. Im übrigen sind aber Escherich's Ausführungen auch in diesem Kapitel recht zutreffend und inhaltsreich und geben ein gutes Bild von unserer

1) Vgl. Wasmann, Zur Geschichte der Sklaverei beim Volke der Ameisen (Stimmen aus Maria-Laach, 1906. Heft 4 u. 5).

2) On the founding of Colonies by queen ants, with special reference to the parasitic and slavemaking species (Bull. Am. Mus. Nat Hist. XXII. May 15, 1906, S. 33—105).

Myrmekophilenkunde[1]). Der von ihm S. 171 gezogene Vergleich zwischen der „Symphilie und dem Alkoholinstinkte“ (sic) der Menschheit ist allerdings ohne jede Beweiskraft zugunsten der Selektionslehre, da bei bestimmten Ameisenarten im Laufe der Stammesgeschichte besondere erbliche Instinkte zur Pflege bestimmter echter Gäste sich herausgebildet haben, die ihren Besitzern niemals einen Vorteil im Kampfe ums Dasein geboten haben können, auch bevor sie direkt nachteilig sich äußerten (Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses, Biolog. Centralbl. 1903).

Das neunte Kapitel behandelt die Beziehungen der Ameisen zu den Pflanzen. Die Ameisen als Pflanzenschädlinge und als Verteidiger der Pflanzenwelt sowie als Züchter und Verbreiter der Pflanzen werden hier kurz geschildert und endlich auch die Pflanzen als Feinde von Ameisen. Ueber die Anpassung der Pflanzen an die Ameisen bei den sogen. myrmekophilen Pflanzen äußert sich der Verf. (S. 186) in recht vorsichtiger Weise. Für gewisse südamerikanische Gewächse hält er die myrmekophilen Anpassungen für sehr wahrscheinlich bewiesen, in den übrigen Fällen für größtenteils noch problematisch. Die auf Ameisen schmarotzenden Pilze (z. B. *Rickia Wasmanni*) wären hier auch zu erwähnen gewesen.

Die Psychologie der Ameisen ist der Gegenstand des letzten Kapitels. Escherich hält hier den richtigen Mittelweg ein zwischen der populären Vermenschlichung des Ameisenlebens und der bloßen Maschinenerklärung desselben. Die Sinne der Ameisen und ihr Großhirn werden kurz besprochen und dann die Fragen erörtert: wie erkennen sich die Ameisen? wie finden sie ihren Weg? besitzen sie Mitteilungsvermögen? dürfen wir ihnen ein formelles Schlussvermögen zuschreiben? Die Antwort auf diese Fragen stimmt wesentlich überein mit den Anschauungen des Referenten in seiner gegen Bethe 1899 gerichteten Schrift „Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen“. Durch Escherich's Büchlein über die Ameise wird hoffentlich auch in weiteren Kreisen ein gesundes Urteil über die Ameisenpsychologie sich einbürgern.

E. Wasmann S. J. (Luxemburg).

Über die Beziehungen zwischen Wandspannung und Binnendruck in elastischen Hohlgebilden.

Von Prof. Dr. René du Bois-Reymond in Berlin.

Für viele physiologische Fragen kommt ein physikalisches Problem in Betracht, dessen Bedingungen auf anderen Gebieten seltener verwirklicht sind, und für dessen Behandlung deshalb die gangbaren physikalischen Lehrbücher wenig Anhalt geben. Überall nämlich, wo ein membranöses Hohlorgan Flüssigkeiten einschließt, und insbesondere da, wo die Flüssigkeit durch Zusammenziehung

1) Als kleinere Berichtigungen wären zu nennen: S. 164 Notothecta statt Notonecta. Der in Fig. 57 S. 169 abgebildete *Atemeles* ist *emarginatus*, nicht *paradoxus*, wie es im Index (S. 227) zu S. 168 heisst.

des Hohlorgans ausgetrieben werden kann, entsteht die Frage nach dem Verhältnis zwischen der Größe der Wandspannung und der Größe des Druckes der durch sie auf die Flüssigkeit ausgeübt wird. Es liegt auf der Hand, dass ohne die Lösung dieser Frage zahlreiche Funktionen des Körpers nicht in befriedigender Weise beschrieben werden können, von denen nur die Herztätigkeit, die Zusammenziehung der Harnblase, die Peristaltik von Magen und Darm genannt werden mögen.

Bei der großen Bedeutung der genannten Vorgänge verdient der angedeutete Gegenstand wohl eine ausführliche Erörterung, um so mehr, da er, soweit mir bekannt, nur an wenigen, zum Teil schwer zugänglichen Stellen der Literatur behandelt ist, während an sehr vielen Stellen falsche Anschauungen darüber zutage kommen.

Besser als an den genannten natürlichen Hohlorganen lassen sich die in Rede stehenden Vorgänge an einem Modell untersuchen, etwa an einer dünnen Gummiblase, die man mit Luft oder Wasser auftreibt. Auch hierbei stellen sich aber sogleich Umstände ein, die die wesentlichen Züge der betreffenden Erscheinungen verwischen. So muss bei Füllung der Blase mit Luft in Betracht gezogen werden, dass die Luft im Innern der Blase je nach der Höhe des auf sie lastenden Druckes mehr oder weniger verdichtet wird, so dass sich z. B. ein vollkommen gleichförmiges Einströmen nicht wohl erreichen lässt. Nimmt man dagegen, als einen unelastischen Füllungsstoff, Wasser, so treten Störungen dadurch ein, dass die Masse, wenn sie einmal in Bewegung gekommen ist, in ihrer Strömung zu beharren strebt, u. a. m. An die Ungleichmäßigkeiten bei der Dehnung von Gummiblasen, die Nachdehnung und den Dehnungsrückstand braucht hier nur erinnert zu werden.

Es mag deshalb zunächst von allen praktischen Fällen, auch bei Modellen, abgesehen werden, um die wesentlichen Bedingungen der vorliegenden Frage, von allen Nebenumständen befreit, darstellen zu können.

I.

Man denke sich eine Blase mit vollkommen elastischer Wand, die von einer gewichtlosen inkompressibeln Flüssigkeit erfüllt wird, deren Menge beliebig vermehrt werden kann. Es ist bekannt, dass eine solche Blase unter dem Einfluss der Wandspannung Kugelform annimmt. Unter „vollkommen elastisch“ soll verstanden werden, dass die Wand der Blase in jeder Richtung einer Dehnung um beliebige Beträge proportional anwachsenden Widerstand entgegensetzt, und sich beim Nachlassen der dehnenden Kräfte wieder nach genau demselben Maß zusammenzieht. Ferner soll die Dehnbarkeit der Blasenwand in jeder Richtung von Dehnungen, die gleichzeitig in anderer Richtung ausgeübt werden, in keiner Weise verändert werden. Um die Betrachtung zu vereinfachen,

soll endlich die Dehnung der Blase nicht, wie dies bei einem Modell notwendig der Fall ist, von einer endlichen Anfangsgröße beginnen, sondern die Blase soll die Fähigkeit besitzen, sich bis auf eine unendlich kleine Größe zusammenzuziehen.

Dies gewährt für die Betrachtung den Vorteil, dass, wo von einer endlichen Größe der Blase die Rede ist, diese Größe zugleich den Betrag der Dehnung der Blasenwand angibt.

Von diesen nur in der Theorie möglichen Voraussetzungen ausgehend, sollen nun die Beziehungen zwischen Wandspannung und Binnendruck untersucht werden.

Denkt man sich den Inhalt der Blase stetig bis zu unendlicher Größe vermehrt, so liegt es nahe, anzunehmen, dass mit der wachsenden Wandspannung auch der Binnendruck stetig bis ins Unendliche wachsen würde.

Diese Annahme erweist sich bei näherer Betrachtung als grundfalsch.

Mit der zunehmenden Ausdehnung der Blase steigt zwar die Wandspannung, da aber nach dem Grundgesetz der Hydromechanik der auf eine Flüssigkeit ausgeübte Druck sich auf die gesamte Oberfläche der Flüssigkeit gleichmäßig verteilt, und mit der zunehmenden Ausdehnung der Blase diese Oberfläche ebenfalls zunimmt, so hängt es von dem gegenseitigen Verhältnis dieser beiden veränderlichen Größen ab, ob bei der Ausdehnung der Blase der Innendruck zunimmt, konstant bleibt, oder abnimmt.

Für den Fall der oben angenommenen vollkommen elastischen Blase wächst die Wandspannung für gleichen Dehnungszuwachs um gleiche Beträge. Dehnung ist gleichbedeutend mit Oberflächenvergrößerung. Es wächst also die Wandspannung im gleichen Maße wie die Oberfläche. Da die Wand nur durch den Inhalt gespannt wird, wird allerdings der gesamte von ihr auf den Inhalt geübte Druck proportional der Spannung zunehmen. Da aber die Oberfläche in demselben Maße zunimmt, so wird auf die Flächeneinheit der Oberfläche ein immer kleinerer Bruchteil des Gesamtdruckes entfallen, und weil die ganzen Anderungen einander proportional sind, wird der absolute Betrag des Druckes auf die Flächeneinheit für jeden Dehnungsgrad derselbe bleiben.

Obiger Betrachtung wird man ohne Schwierigkeit bis auf zwei Punkte folgen können. Es ist klar, dass bei Vermehrung des Inhalts die Oberfläche der kugelförmigen Blase zunehmen muss, und dass dadurch die Wandspannung wächst. Es lässt sich auch verstehen, dass bei Zunahme der Wandspannung der von ihr ausgeübte Gesamtdruck wachsen muss. Der Begriff der Wandspannung selbst und die Beziehung zwischen einer gegebenen Größe der Wandspannung und dem dadurch erzeugten Binnendruck bedarf aber der Erklärung.

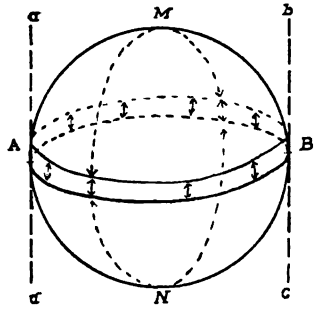
Was zuerst die Wandspannung betrifft, so lässt sie sich ihre Beziehung zur einfachen Längsdehnung folgendermaßen beschreiben: Denkt man sich auf einer vollkommen elastischen Blase vom Durchmesser d zwei Punkte bezeichnet, die 1 cm weit auseinander liegen, und denkt sich dann den Inhalt so weit vermehrt, dass der Durchmesser doppelt so groß geworden ist, so wird die zwischen den beiden Punkten liegende Strecke ebenfalls auf das Doppelte zugenommen haben. Es hat also auf der betreffenden Strecke eine Dehnung um 1 cm stattgefunden. Ganz dasselbe würde natürlich von einer Strecke gelten, die man sich quer oder in beliebigem Winkel über die erstbetrachtete Strecke hinlaufend dächte.

Es findet also bei der Vergrößerung der Kugel eine Dehnung gleichzeitig und in gleichem Maße nach allen Richtungen statt. Da aber für die vollkommen elastische Wand die Voraussetzung gemacht worden ist, dass ihre Dehnbarkeit in einer Richtung durch zugleich eintretende Dehnung in anderer Richtung nicht verändert wird, kommt dieser Umstand hier nicht in Rechnung, sondern als Wandspannung gilt einfach die Längsspannung der Wand in einer beliebigen Richtung. Um die Größe dieser Spannung zahlenmäßig angeben zu können, muss sie noch auf einen Streifen der Blasenwand von bestimmter Breite bezogen werden. Als Maß dieser Breite werde 1 cm gewählt und als Einheit der Spannung dasjenige Gewicht P, das einen 1 cm breiten Streifen der Blasenwand um 1 cm dehnt. Da die Blasenwand vollkommen elastisch ist, sich also bei hinreichend verminderten Inhalt auf einen unendlich kleinen Raum zusammenziehen kann, so dehnt das Gewicht P g offenbar einen unendlich kurzen Streifen von 1 cm Breite auf 1 cm Länge aus, und da sich die vollkommene Elastizität nicht ändert, bringt jedes dieser Belastung hinzugefügte Gewicht von P g abermals eine Verlängerung um 1 cm hervor. Auf diese Weise ist für die absolut elastische Blase diejenige Zentimeterzahl, die den Umfang der Blase angibt, zugleich die Zahl, mit mit Pg multipliziert, die Größe der Spannung angibt, die in jedem Streifen der Blasenwand von 1 cm Breite herrscht. Da für den Radius r cm der Umfang $= 2\,\pi\,r$, so hat man für die Spannung in jeden Streifen von 1 cm Breite die Spannung $2\,\pi\,r \cdot P\,g$.

Zwischen der Längsspannung eines Streifens der Blasenwand und der Größe des Binnendrucks den Zusammenhang zu finden, ist nicht ganz einfach, weil der Binnendruck überall senkrecht gegen die Innenfläche zu wirken und nirgends eigentlich in der Richtung der Blasenwand zu ziehen scheint. Über diese Schwierigkeit hilft indessen einer der elementaren Sätze der Hydromechanik fort, der besagt, dass auf jede wie auch immer gestaltete Fläche der Wasserdruck eine Gesamtwirkung ausübt, die der des gleichen Druckes auf die ebene Projektion der betreffenden Fläche gleich ist.

Mithin ist die Gesamtwirkung des Binnendrucks auf jede Hälfte der Blase gleich der Wirkung derselben Druckhöhe auf den größten Querschnitt der Kugel, und da je zwei Halbkugeln durch die Spannung der gemeinsamen Wandung längs des Umfanges zusammengehalten werden, muss dieser Druck gleich der Spannung eines Streifens der Blasenwand sein, dessen Breite gleich dem Umfang der Blase ist.

Ohne den angeführten Satz aus der Hydromechanik als bekannt vorauszusetzen, lässt sich dasselbe Ergebnis folgendermaßen gewinnen. Die Flüssigkeit in der gespannten Blase sowie die Blasenwand selbst befindet sich bei jeder einmal angenommenen Dehnungsgröße in vollkommen ruhigen Gleichgewicht des Druckes und der Spannung. Hieran wird offenbar nichts geändert, wenn man sich mitten durch die Kugel eine unendlich dünne, vollkommen starre Scheidewand gezogen denkt. Ebensowenig wird sich ändern.



Figur 1.

In der vollkommen elastischen Blase AMBN herrscht in dem Streifen AB von 1 cm Breite, der die Länge des Umfanges = $2\pi r$ cm hat, in der Richtung der kleinen Pfeile für jeden Zentimeter die Spannung $2\pi r \cdot P$ g. Der Streifen kann also auch angesehen werden als ein Streifen von $2\pi\varrho$ cm Breite und 1 cm Länge, dessen Gesamtspannung $2\pi r \cdot 2\pi r P$ dem Binnendruck d, der auf der Querschnittskreisfläche AB lastet, das Gleichgewicht hält.

Die Gesamtspannung der Blasenwand längs des Umfanges AB ist so groß wie der Zug desjenigen Gewichtes, das einen Kolben von der Größe AB, der in dem Zylinder a b c d durch den Binnendruck bewegt würde, an seiner Stelle hielte.

wenn man nun die eine Hälfte der Blase dicht an der Scheidewand abgeschnitten denkt. Es fällt dann offenbar der Druck, den die eine Hälfte der Blase durch Vermittlung des Inhalts auf die Scheidewand ausübte, fort, und es lastet der Gesamtdruck, den die andere Hälfte der Blase ausübte, von der einen Seite her auf der Scheidewand. Dieser einseitige Druck, der senkrecht auf die Scheidewand wirkt, würde sie natürlich nach der anderen Seite zu fortschieben, wenn sie nicht längs ihres ganzen Umfanges von der Blasenwand festgehalten würde. Unmittelbar längs des Umfanges der Scheidewand steht aber die Blasenwand senkrecht auf der Scheidewand. Es ist also durch die vorgestellte Halbierung der Kugel anschaulich gemacht worden, dass der Binnendruck, der auf der gesamten Scheidewand lastet, längs des Umfanges der Scheidewand in der Richtung der Blasenwand zieht.

Die Breite des Streifens, auf den der Zug der Scheidewand wirkt, entspricht der Länge des Umfanges, beträgt also für einen Radius der Kugel von r cm $2\pi r$ cm. Jedes Stück dieses Streifens das 1 cm breit ist, hat nach der obigen Berechnung beim Radius

r die Wandspannung $S = 2\pi r g$. Folglich hat der ganze Streifen die Spannung $2\pi r \cdot S$ oder $2\pi r \cdot 2\pi r \cdot P g$.

Dieser Spannung hält der Binnendruck auf die Scheidewand oder die Projektion der Halbkugel das Gleichgewicht. Die Flächengröße der Scheidewand für den Radius r cm beträgt πr^2 qcm. Die Wirkung des Binnendrucks, auf den Quadratzentimeter dieser Fläche in Grammen berechnet, sei d. Dann muss, wenn diese Wirkung der Gesamtspannung längs des Umfanges gleich ist, die Gleichung bestehen:

$$d \cdot \pi r^2 = 2\pi r \cdot 2\pi r \; P$$

oder $$d = 4\pi \cdot P.$$

Man sieht, dass der Radius aus der Rechnung herausfällt, und dass sich also für jeden beliebigen Radius stets der gleiche Binnendruck ergeben muss. Für die vollkommen elastische Blase ist also der Binnendruck bei jedem Dehnungsgrade derselbe, und beträgt in Grammen auf den Quadratzentimeter gemessen das 4πfache desjenigen Gewichts, das einen Streifen der Blasenwand von 1 cm Breite um 1 cm ausdehnt.

Vorstehende Berechnung mag noch durch ein Zahlenbeispiel erläutert werden:

Es sei eine vollkommen elastische Blase von der Dehnbarkeit, dass ein Streifen von 1 cm Breite durch 1 g um 1 cm gedehnt wird, auf einen Umfang von 100 cm gedehnt. Dann hat, da die Anfangsgröße der vollkommen elastischen Blase gleich Null ist, jeder Streifen der Wand eine Dehnung von 100 cm erfahren, und muss also eine Spannung von 100 g haben. Solche Streifen von 1 cm Breite liegen aber um den Umfang 100 nebeneinander. Mithin ist die Summe der Wandspannungen längs des Umfanges 10000 g. Der größte Querschnitt der Kugel beträgt für den Umfang 100 cm etwas über 800 qcm. Nach der obigen Gleichung muss der Druck d in Grammen auf 800 qcm wirkend der Spannung 10000 g das Gleichgewicht halten, es ist also d gleich etwas über 12 g. Da P oben gleich 1 g angenommmen war, entspricht dies der Formel $d = 4\pi \cdot P$.

Die Formel $d = 4\pi$ P erlaubt es also den Binnendruck aus der Wandspannung zu berechnen und umgekehrt. Da eine Wassersäule von 1 qcm Querschnitt für jeden Zentimenter Höhe 1 g wiegt, kann man d auch als die Höhe des Binnendrucks in Zentimetern Wasser gemessen bezeichnen.

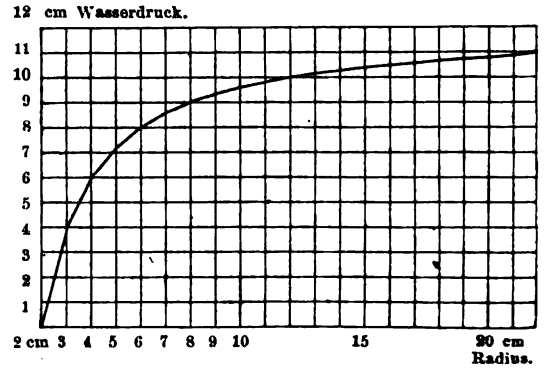
Ein Hauptunterschied zwischen dem bisher betrachteten nur theoretisch möglichen Fall der vollkommen elastischen Blase und allen wirklichen Fällen ist der, dass eine wirkliche Blasenwand niemals von unendlich kleiner Anfangsgröße an bis auf beliebige Größe gedehnt werden kann. Jede materiell vorhandene Blase wird vielmehr eine gegebene endliche Größe haben, und bei stetig

zunehmendem Inhalt wird erst von dieser Größe an Wandspannung und Binnendruck auftreten.

Es soll deshalb nun der Fall einer vollkommen elastischen Blase betrachtet werden, die eine gegebene Anfangsgröße hat. Für diesen Fall muss eine etwas veränderte Betrachtung eingeführt werden, weil das Gewicht P, das einen unendlich kurzen Streifen Blasenwand um 1 cm dehnt, für den Fall einer Blase von endlicher Anfangsgröße gleich eine unendliche Ausdehnung hervorrufen müsste. Es soll statt dessen im folgenden der Buchstabe Q dasjenige Gewicht bezeichnen, das einen Streifen der vollkommen elastischen Blasenwand von 1 cm Breite und der Länge des Umfanges der ungedehnten Blase um 1 cm dehnt. Es sei der Radius der gegegebenen Anfangsgröße $= \varrho$ cm, dann ist also Q dasjenige Ge-

Figur 2.

Berechnete Kurve des Druckes in einer vollkommen elastischen Blase vom Anfangsradius $\varrho = 2$ cm, von deren Wandung ein Streifen von $2\pi\varrho$ cm Länge und 1 cm Umfang durch 1 g um 1 cm gedehnt wird, bei zunehmender Füllung. Die Höhe der Kurve gibt den Wasserdruck an, der mit wachsendem Radius der gedehnten Blase, vom Anfangsradius 2 cm bis zu 22 cm sich der konstanten Größe 12 cm nähert.



wicht, das einen Streifen der Blasenwand von $2\pi\varrho$ Länge und 1 cm Breite um 1 cm dehnt. Die ursprüngliche Formel

$$d\,\pi\varrho^2 = 2\pi r \cdot 2\pi r \cdot P$$

muss nun für die Blase von gegebener Anfangsgröße folgendermaßen umgeändert werden: Die linke Seite der Gleichung ändert sich nicht, denn offenbar wirkt der Binnendruck auf die ganze Querschnittsfläche, gleichviel ob die Blase eine endliche Anfangsgröße gehabt hat oder nicht. Die rechte Seite, die die Wandspannung ausdrückt, hieß oben $2\pi r \cdot 2\pi r \cdot P$, wo der erste Faktor den Umfang in Zentimetern, der zweite die Spannung jedes Zentimeterstreifens in Gramm bedeutete. Offenbar ist der erste Faktor nicht zu ändern, denn soviel Zentimeter der Umfang misst, soviel Zentimeterstreifen werden gespannt, gleichviel ob die Blase eine endliche Anfangsgröße hatte oder nicht. Dagegen wird offenbar die Spannung erheblich geringer sein, wenn die Blase den Umfang $2\pi r$ von der Anfangsgröße $2\pi\varrho$ aus erreicht hat, als wenn sie ihn vom Umfang 0 aus erreicht hätte. Die Blasenwand ist eben nur gedehnt worden um den Betrag $2\pi r - 2\pi\varrho$, und für die vollkommen elastische Blase von der oben betrachteten Elastizität ist

also das Maß der Wandspannung eines Streifens von 1 cm Breite $(2\pi r - 2\pi \varrho) \cdot Q$ oder $2\pi (r - \varrho)$. Setzt man nun die Gleichung wie oben an, so ergibt sich für die Blase mit dem Anfangsradius ϱ die Formel

$$d \cdot \pi r^2 = 2\pi r \cdot 2\pi (r - \varrho)\, Q$$

$$d = 4\pi \cdot \frac{r - \varrho}{r} \cdot Q$$

Man sieht, dass für $\varrho = 0$, das heißt für die Anfangsgröße 0, diese Formel in die erste Formel $d = 4\pi P$ übergeht. Man sieht ferner, dass für alle Größen von r bis zur Größe ϱ der Druck von negativen Größen bis Null anwächst. Sobald r größer wird als ϱ, sobald also die Blase über die gegebene Anfangsgröße gedehnt wird, tritt positiver Binnendruck auf, der schnell wächst, solange der Wert $r - \varrho$ von r erheblich verschieden ist. Wenn aber r stetig weiter zunimmt, kommt die Subtraktion von ϱ schließlich nicht mehr in Betracht, und der Ausdruck $\frac{r - \varrho}{r}$ nähert sich immer mehr dem Werte 1. Das heißt, je mehr die Blase über die gegebene Anfangsgröße hinaus gedehnt wird, desto mehr nähert sich der Binnendruck einer konstanten Größe. Das Verhalten des Druckes in einer vollkommen elastischen Blase von endlicher Anfangsgröße bei zunehmender Vermehrung des Inhalts veranschaulicht nebenstehende Kurve.

II.

Fragt man nun, wie weit sich diese theoretischen Ergebnisse auf praktisch vorkommende Fälle übertragen lassen, so zeigen schon gewisse Beispiele aus dem täglichen Leben, dass der Hauptsache nach zwischen den angenommenen theoretischen Bedingungen und den tatsächlich vorkommenden kein Unterschied ist. Jeder, der Glasblasen lernt, wird die Erfahrung machen, dass wenn eine nicht hinreichend erhitzte Röhre aufgeblasen werden soll, die Dehnung der Wand, sobald sie einmal begonnen hat, nicht wieder zum Stehen kommt. Es entsteht eine Blase, deren Inhalt das anfängliche Volum der Röhre um das Hundertfache übertrifft, und so sehr dadurch der anfängliche Druck herabgesetzt sein muss, schwillt sie mit unaufhaltsamer Geschwindigkeit weiter, bis sie zu schillernden Flittern zerplatzt.

Jeder, der mit Fahrrädern umgeht, hat gesehen, wie ein probeweise aufgepumpter Gummischlauch, wenn ein gewisser Druck überschritten ist, sich mit einem Male zu blähen anfängt, und trotzdem sich sein Volum dadurch beträchtlich vermehrt, immer weiter schwillt, bis er platzt.

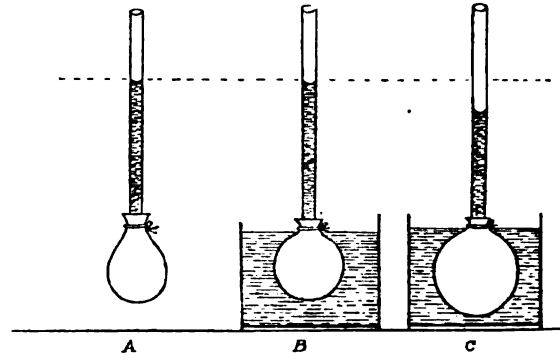
In diesen beiden Fällen könnte zwar die Wandspannung mit zunehmender Dehnung geringer geworden sein, dafür wird jedoch

auch der Binnendruck geringer, und dass es tatsächlich zum Zerplatzen kommt, kann deshalb zur Bestätigung des Obigen dienen.

Eingehendere praktische Prüfung der theoretisch betrachteten Verhältnisse lässt sich am besten an solchen Modellen vornehmen, die den theoretischen Annahmen verhältnismäßig nahekommen. Dies dürfte nur für dünne Blasen aus möglichst gutem Gummi annähernd zutreffen.

Schon der erste einfachste Versuch lehrt, dass der Hauptsache nach die obigen Erörterungen auch für Gummiblasen vollauf gültig sind. Man binde in eine elastische Gummiblase ein Steigrohr ein, und fülle diese mit Wasser. Unter dem Einfluss der Schwere des Inhalts wird dann die Blase Birnenform annehmen, und sich bei weiterer Füllung mehr oder minder in die Länge ziehen. Um diese Wirkung der Schwere auf die Form der Blase auszuschalten, braucht man sie nur in ein Gefäß mit Wasser einzuhängen. Das innere

Figur 3.



Grundversuch über die Beziehung zwischen Binnendruck und Wandspannung elastischer Blasen. A stellt die birnförmige Gestalt einer in der Luft mit Wasser gefüllten Gummiblase dar. In B ist die Blase in ein Wassergefäfs getaucht u. mäfsig gefüllt, das Wasser steht in der druckmessenden Steigröhre bis zur punktierten Linie. In C ist mehr Wasser nachgegossen, die Blase ist viel stärker gedehnt, aber wie der Stand des Wassers in der Steigöhre zeigt, hat der Binnendruck abgenommen.

Füllungswasser ist dann bis zur Höhe des äußeren Wasserspiegels mit dem äußeren Wasser im Gleichgewicht und zieht die Blase nicht mehr nach unten. Füllt man nun die Blase weiter an, so entfaltet sie sich, und infolge des Widerstandes, den die Wandspannung der weiteren Füllung entgegensetzt, bleibt das Wasser in der Steigröhre stehen. Der Druck der im Innern der Blase herrscht, lässt sich dann an dem Unterschied der Standhöhe des Wassers in der Steigröhre und der des umgebenden Wasserspiegels messen. Gießt man nun weiter auf, so stellt es sich in der Steigröhre immer höher ein, bis eine gewisse Höhe erreicht ist. Von diesem Augenblick an kann man noch sehr viel mehr Wasser einfüllen und wird immer finden, dass es aus der Steigröhre in die Blase absinkt, so dass die Blase bis zum Doppelten ihres anfänglichen Durchmessers und weiter anschwillt, ohne dass die Steighöhe, die den Binnendruck misst, zunimmt. Ja man findet, dass sich das Wasser im Steigrohr bei zunehmender Füllung nicht einmal auf der zuerst

erreichten Höhe hält, sondern mehrere Zentimeter absinkt. Beispielsweise wurden nach Eingießen von je 250 ccm in einen Beutel aus schwarzem Gummi folgende Höhen des Binnendrucks an der Steigröhre abgelesen: 34, 37, 35, 33·5, 32·5, 31·5, 30·5, 30·5 cm.

Es ist also der Stand nach Vergrößerung des Blaseninhalts um 2000 cm trotz der mit der Dehnung offenbar wachsenden Wandspannung um volle 6,5 cm Wasserhöhe niedriger.

Dies ist, wie unten ausführlicher gezeigt werden soll, nicht durch eine „Nachdehnung" der Blase zu erklären, denn wenn man die weitere Füllung bei irgendeiner Stufe des Versuchs unterbricht, bleibt das Wasser in der Steigröhre fast genau auf seinem Stand und sinkt nur ganz langsam ab. Gießt man aber innerhalb desselben oder eines kleineren Zeitraumes, als der in dem der Stand sich vielleicht um 1 cm gesenkt haben würde, eine beträchtliche Wassermasse ein, so erhält man eine viel größere Senkung.

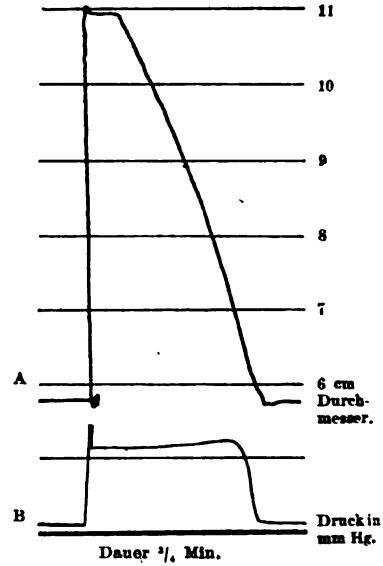
Fährt man mit dem Nachfüllen immer weiter fort, so kommt es schließlich zum Zerspringen der Blase, ohne dass der Druck die anfängliche Höhe wieder erreicht. Wenn man dagegen, auch nachdem man die Füllung so weit getrieben hat, dass eine deutliche Abnahme des Druckes zu bemerken war, die Blase entleert, so kann man den Versuch beliebig oft wiederholen, und wird jedesmal ziemlich genau die gleiche Steighöhe für den gleichen Füllungsgrad wiederfinden. Dies ist ein Beweis, dass die Blase ihre Eigenschaften während des Versuchs nicht geändert hat.

Dieser höchst einfache Versuch zeigt also, dass sich eine Gummiblase sehr annähernd so verhält, wie nach der theoretischen Betrachtung zu erwarten war. Der Hauptunterschied besteht darin, dass der Druck bei zunehmender Füllung abnimmt statt gleich zu bleiben. Beruhte dies einfach auf Nachdehnung, so wäre weiter nichts zu sagen. Die eben angeführten Umstände zeigen aber, dass die Nachdehnung an der Abnahme des Druckes nur einen ganz geringen Anteil haben kann. Um dies genauer zu untersuchen, genügt die beschriebene Versuchsanordnung nicht, weil offenbar das Eingießen des Wassers von oben durch Anprall auf die Spannung der Blase wirken könnte. Wenn man nun außer der Steigröhre noch eine Zuleitungsröhre anbringt, durch die das Füllungswasser einläuft, so sieht man noch deutlicher wie vorher denselben Vorgang: Mit zunehmender Füllung steigt der Druck erst schnell, dann immer langsamer bis zu einer gewissen Höhe, um dann bei weiterer Füllung gleichzubleiben, oder, in den meisten Fällen, etwas abzusiken.

Diese Anordnung hat den großen Vorzug, dass man nun auch die Umkehrung des Vorganges beobachten kann. Dabei kommt es zu einer höchst auffallenden Erscheinung, die der Vorstellung, dass der Binnendruck der Wandspannung proportional sei, geradezu ins

Gesicht schlägt, im Lichte der oben entwickelten Theorie aber vollkommen verständlich ist. Diese Erscheinung eignet sich daher ganz besonders, als Korollar der obigen Erörterungen hervorgehoben zu werden. Lässt man nämlich, nachdem die Blase so weit gefüllt worden ist, dass der Druck schon, wie oben geschildert, um ein gutes Stück abgesunken ist, das Füllungswasser ablaufen, so sieht man den Druck statt abzunehmen, bei geringer werdenden Inhalt der Blase, also bei abnehmender Wandspannung, deutlich ansteigen. Erst wenn die Blase eben im Begriff ist zusammenzufallen, fällt auch ganz plötzlich das Wasser in der Steigröhre auf den Stand des Umgebungswassers ab.

Um Störungen durch Wasserdruck und Strömungsverhältnisse auszuschalten, ging ich endlich zur Aufblähung mit Luft über. Da



Figur 4.

Korollarversuch über die Beziehung der Wandspannung zum Binnendruck in elastischen Blasen. A. Kurve des Durchmessers einer aufgeblasenen und sich entleerenden Gummiblase. B. Kurve des den Binnendruck anzeigenden Quecksilbermanometers.

Von links nach rechts zu lesen. Beim Durchmesser 11 cm beträgt der Druck 21 mm Hg; während der Durchmesser auf 6,5 cm sinkt, steigt der Druck auf 23 mm Hg und fällt dann plötzlich auf Null.

größere Änderungen des Druckes nur eintreten, während das Volum der Blase noch klein ist, kann die Kompressibität der Luft kaum störend in Betracht kommen. Es wurde eine ganz dünne Gummiblase, wie sie mit Wasserstoffgas gefüllt als Kinderspielzeug käuflich sind, mit einer Luftflasche verbunden und aus dieser die Luft durch Wasserdruck in die Blase eingetrieben. Durchmesser der Blase und Druck wurden unverändert oder durch Hebelübertragung in geeignetem Größenverhältnis auf der Schreibtrommel verzeichnet.

Es zeigte sich in allen Fällen bei der Füllung das zuerst beschriebene Verhalten des Druckes: Erst rasches Ansteigen bis zu einer gewissen Höhe, dann etwas langsameres Fallen das allmählich in gleichmäßigen Stand übergeht. Wurde dann die Luftleitung geöffnet, so fiel die Blase fast augenblicklich zusammen, was als

Beweis angesehen werden kann, dass die Reibungswiderstände der Luft in den Röhren keinen merklichen Einfluss haben konnten. Um die Veränderungen von Druck und Volum auch bei der Entleerung beabachten zu können, musste daher der Luftschlauch nur ein klein wenig geöffnet werden, so dass die Luft langsam entwich. (Vgl. Fig. 4.)

Dabei zeigte sich, dass der Druck mit abnehmendem Volum bis fast zum letzten Augenblick auf der gleichen Höhe blieb und in allen den Fällen, in denen die Blase sich nicht allzu langsam entleerte, mit abnehmender Füllung ein wenig anstieg.

Die Zahlenverhältnisse waren beispielsweise bei schnellem Auftreiben der Blase mit dem Munde, und möglichst genau entsprechender Entleerung, bei der die Weite des Ausflussschlauchs durch Fingerdruck geregelt wurde.

Füllung.

Zeit	Durchmesser	Barometerstand
0 Sek.	55 mm	0 mm
30 „	77 „	14 „
1 Min. 20 „	127 „	12 „

Entleerung.

Zeit	Durchmesser	Barometerstand
0 Sek.	127 mm	12 mm
30 „	100 „	10 „
1 Min.	70 „	12 „
1 „ 10 „	55 „	0 „

Ein anderer Versuch stellte sich folgendermaßen dar: Die Vergrößerung des Durchmessers wurde durch Hebelübertragung im Verhältnis 19 : 26 verkleinert aufgetragen, der Stand des Quecksilbermanometers im Verhältnis 24 : 5 vergrößert. 16 Sek. nach dem Beginn der Füllung hatte der Durchmesser von 7 cm auf 8 cm zugenommen, zugleich hatte der Druck mit 9,5 mm Hg sein Maximum erreicht. Nach 2 Min. 25 Sek. war der Durchmesser auf 11 cm angewachsen, der Druck hatte sich inzwischen um etwa 1 mm gesenkt und dann wieder um 0,5 mm gehoben, war aber im wesentlichen gleich geblieben.

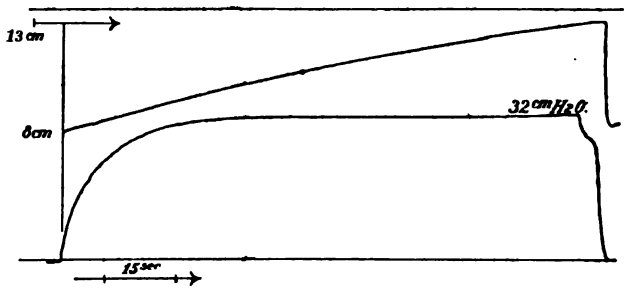
Das Ergebnis der praktischen Beobachtungen ist also, dass sich dünne Gummiblasen so annähernd verhalten, wie die theoretisch angenommene vollkommen elastische Blase.

Der Hauptunterschied liegt darin, dass mit zunehmender Dehnung der Druck nicht gleichbleibt, sondern abnimmt. Da der Druck von der Spannung der Wand abhängt, so deutet dies darauf hin, dass die Spannung der Wand nicht proportional der Dehnung, sondern in geringerem Grade zunimmt. Das heißt für gleiche Zunahme der Längsdehnung muss die Gummimembran nicht gleiche, sondern immer kleinere Zunahme der Spannung aufweisen. Oder, umgekehrt

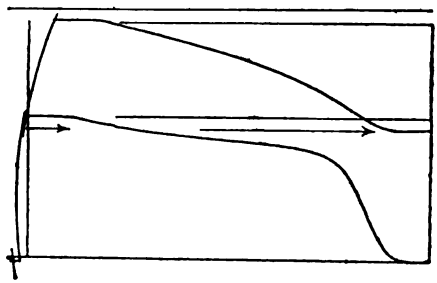
gesprochen, bei gleichen Zunahmen der dehnenden Kraft wird die Membran in zunehmendem Grade ausgedehnt werden.

Dies bestätigt sich beim Versuch. Schneidet man aus den Gummiblasen Streifen aus und misst ihre Dehnung bei verschiedenen Belastungen, so findet man stets für die größeren Belastungen unverhältnismäßig größere Verlängerungen.

Durch diese Eigenschaft der Gummihaut, zusammen mit dem, was oben über die Beziehungen zwischen Wandspannung und Binnendruck gesagt worden ist, ist das Absinken der Druckkurve erklärt. Wenn, wie für die vollkommen elastische Blase gezeigt worden ist, bei einer Blase, deren Spannung genau proportional zur Ausdehnung wächst, der Binnendruck bei zunehmender Ausdehnung



Figur 5A.
Verkleinerung auf $^1/_2$.
Oben Kurve der Zunahme des Durchmessers, von 8 cm bis auf 13 cm, unten Kurve des den Binnendruck anzeigenden Quecksilbermanometers. Dauer des Versuchs 1 Min. 45 Sek.



Figur 5 B.
Kurven des Durchmessers und Druckes unter denselben Bedingungen wie in A während der Entleerung der Gummiblase aufgenommen. Dauer 1 Min.

gleich bleibt, so muss er für eine Blase, deren Spannung in geringerem Maße zunimmt wie ihre Ausdehnung, mit zunehmender Füllung abnehmen.

Man kann nun für eine gegebene Blase, für die man die Kurve des Druckes bei zunehmender Füllung festgestellt hat, auch die Kurve der Spannung bei zunehmender Dehnung messen, und auf diese Weise prüfen, wie weit die theoretisch entwickelte Beziehung zwischen Längsspannung der Wand und Größe des Binnendrucks mit dem wirklichen Befund übereinstimmt.

In dem oben mitgeteilten Versuch stieg das Manometer, während der Durchmesser der Blase vom Anfangswert 7 cm auf 8 cm zunahm, von 0 auf 9,5 mm Quecksilber. Dies würde einer Druckhöhe von

126,6 cm Wasser gleichkommen. Der Druck blieb dann fast genau derselbe, während der Durchmesser bis auf 13 cm zunahm.

Nach diesen Angaben lässt sich die Wandspannung aus der oben entwickelten Formel wie folgt berechnen. Die Formel lautet:

$$d = 4\,\pi\,\frac{r-\varrho}{r}\,Q,$$

wo d der Binnendruck in Zentimetern Wasserhöhe, ϱ der Anfangsradius, r der Radius der gedehnten Blase in Zentimetern, Q dasjenige Gewicht in Grammen, das einen Streifen der Blase von $2\,\pi\,\varrho$ cm Länge und 1 cm Breite um 1 cm dehnt. Setzt man die obigen Werte, da es sich nur um einen Überschlag handelt, in abgerundeter Form ein, so hat man

$$27 = 4 \cdot 3 \cdot \frac{4-3{,}5}{4}\,Q,$$

$$\text{d. h. } \frac{27 \cdot 8}{12} = Q \text{ oder } Q = 18.$$

Da nun die Dehnung jedes Streifens von 1 cm Breite und $2\,\pi\,\varrho$ Länge nicht 1 cm, sondern $2\,\pi\,r - 2\,\pi\,\varrho$ betrug, muss, um die Wandspannung zu finden, Q mit $2\,\pi\,r - 2\,\pi\,\varrho = 2\,\pi\,(4-3{,}5) = \pi$ multipliziert werden, und es ergibt sich eine Wandspannung von 54 g auf jeden Streifen von 1 cm Breite.

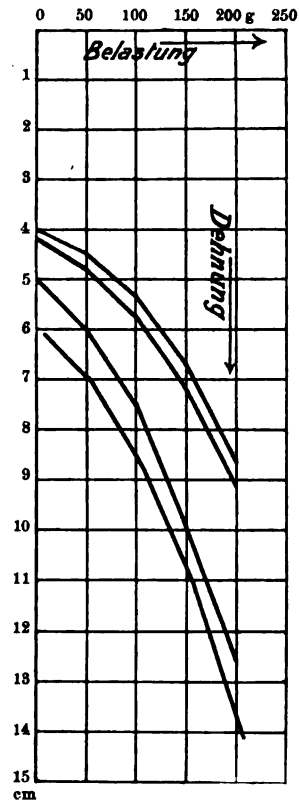
Führt man dieselbe Rechnung für die stärker ausgedehnte Blase aus, so gelangt man zu

$$27 = 4 \cdot 3\,\frac{6{,}5-3{,}5}{6{,}5}\,Q,$$

$$\text{d. h. } \frac{27 \cdot 6{,}5}{12 \cdot 3} = \frac{176}{36} = Q \text{ oder } Q = 4{,}9.$$

Da die Dehnung wiederum $2\,\pi\,(r-\varrho)$ cm ausmacht, also in diesem Falle $2\,\pi$ (6,5—3,5) oder $6\,\pi$ cm, ist Q mit $6\,\pi$ zu multiplizieren, so dass sich eine Wandspannung von 92 g ergibt.

Fig. 6.



Dehnungskurven von Gummistreifen, die aus der Wand der Versuchsblasen geschnitten waren, bei zunehmender Belastung.

Bei dieser Rechnung muss auffallen, dass sich zwei so durchaus verschiedene Werte für Q ergeben. Wenn man den ersten Wert, Q = 18, in die zweite Rechnung als gegeben einsetzt und den Wert des Binnendrucks danach berechnet, so wird d = 100. Setzt man den zweiten, Q = 4,9, in die erste Rechnung ein, so erhält man d = 7.

Diese Verschiedenheit der Werte von Q entspricht also der

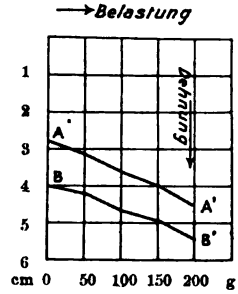
Eigentümlichkeit der Gummiblase, bei zunehmender Ausdehnung leichter dehnbar zu werden. Um eine vollkommen elastische Blase mit der Versuchsblase vergleichen zu können, müsste man für diese einen mittleren Dehnbarkeitswert Q, etwa $Q = 10$ annehmen, und würde dann, für $r = 4$, $d = 15$, für $r = 6{,}5$, $d = 55$ finden. Dass man in Wirklichkeit d für beide Größen nahezu gleich findet, ist ein Zufall, der davon abhängt, in welchem Grade die allmähliche Druckzunahme, die in einer vollkommen elastische Blase mit endlicher Anfangsgröße stattfinden würde, durch die zunehmende Dehnbarkeit des Gummis ausgeglichen wird.

Man findet denn auch mitunter Gummiblasen, deren Druckkurve innerhalb der Grenzen des Versuchs dauernd, aber immer langsamer steigt, ganz wie die theoretisch für die vollkommen elastische Blase mit endlicher Anfangsgröße angegebene Kurve.

Es bleibt noch zu untersuchen, wie weit die in obiger Rechnung gefundenen Werte mit den beobachteten Elastizitätsverhältnissen der Gummihäute übereinstimmen. Dehnungsversuche an ausgeschnittenen Streifen der Versuchsblase sind allerdings wenig zuverlässig, weil es fast unmöglich ist, die Breite eines Streifens genau anzugeben, und weil das Material erhebliche Ungleichmäßigkeiten zeigt. Aus einer größeren Anzahl von Messungen lässt sich schließen, dass für Streifen von 1 cm Breite schon eine Last von 10 g genügt, um eine Verlängerung um 4% hervorzubringen. Das entspräche einer Dehnung von $^1/_{25}$ der Länge, während oben für die Dehnung eines Streifens von 22 cm Länge um 1 cm $Q = 18$ g gefunden wurde. Dies entspricht für eine Dehnung von 4% einer Last von 16 g, statt deren beim Versuch am Streifen nur 10 g gefunden wurden. Für Dehnungen von über 100% sind die am ausgeschnittenen Streifen gefundenen Werte umgekehrt höher, als sie in der Rechnung gefunden werden. Ein ausgeschnittener Streifen von 1 cm Breite verlängert sich erst bei 125 g Belastung um 100%. Der Streifen von 22 cm würde also bei 125 g um 22 cm länger geworden sein, und um 1 cm bei $125 : 22$ g $= 5{,}7$ g. Es ist also gegenüber $Q = 4{,}9$ in der Rechnung beim Versuch $Q = 5{,}7$ g.

Diese Unterschiede führen zur Betrachtung eines Umstandes, der im Vorhergehenden vernachlässigt worden ist. Während der ganzen Berechnung ist an der Voraussetzung festgehalten, dass die Dehnung in der Längsrichtung eines Streifens durch die gleichzeitig auftretende Querdehnung nicht beeinflusst würde. Diese Voraussetzung trifft in Wirklichkeit nicht zu. Im Gegenteil kann man sich leicht überzeugen, dass durch gleichzeitige Querspannung der Widerstand gegen die Dehnung erhöht wird. Genauere Versuche an ausgeschnittenen Stücken Gummiblase anzustellen ist nicht ganz einfach. Ich habe mir daher vorläufig mit einigen gröberen Proben genügen lassen müssen. Ein Quadrat von 4 cm Seitenlänge, aus

einer etwas gröberen Membran geschnitten als die, aus der die Versuchsblasen bestanden, wurde an allen vier Ecken mit Leim zwischen gefaltete Papierstücken gefasst und in Klammern befestigt. Es wurden dann die Verlängerungen in der Richtung der einen Diagonale bei bestimmten Belastungen gemessen und mit den Verlängerungen verglichen, die sich bei denselben Belastungen ergaben, wenn gleichzeitig in der anderen Diagonale eine starke Querspannung ausgeübt wurde. Die Verlängerungen im zweiten Falle zeigten sich im ganzen vermindert. Die verhältnismäßige Zunahme der Dehnungen mit steigender Last war aber bei gleichzeitiger Querspannung vergrößert.



Figur 7. Dehnungskurve eines quadratischen Stückes aus der Wand einer Gummiblase in der Richtung der Diagonale bei zunehmender Belastung. BB, Dehnung unter gewöhnlichen Bedingungen. AA, Dehnung bei gleichzeitiger Querspannung im Betrage von 300 g.

Bei der Aufblähung einer Gummiblase findet nun natürlich zugleich mit der Längsdehnung jedes Streifens Querdehnung statt. Es ist also klar, dass für die Beurteilung des Versuches diejenigen Dehnungswiderstände in Betracht gezogen werden müssten, die sich bei gleichzeitiger Längs- und Querdehnung ergeben würden. Es ist nun verständlich, warum sich aus der beobachteten Druckhöhe beim Auftreiben der Blase eine größere Wandspannung gefunden hat, als beim Versuch am ausgeschnittenen Streifen. Und es ist ferner zu erklären, dass der gefundene Unterschied bei den höheren Graden der Dehnung kleiner sein wird, als bei dem geringeren. Freilich bleibt der Widerspruch bestehen, dass bei der größeren Dehnung die Wandspannung beim Aufblasen sogar kleiner gefunden wird, als beim Versuch am Streifen. Man muss also, was auch wohl zu verstehen ist, annehmen, dass dieser Unterschied in die Fehlergrenzen der Beobachtungen fällt.

III.

Es ist im ersten Abschnitt gezeigt worden, dass eine unendlich kleine Blase, deren Wand bei gleichförmiger Ausdehnung in immer gleichem Maße an Spannung zunimmt, bei jedem Grade der Dehnung genau den gleichen Binnendruck hat. Eine Blase von der gleichen Art, die eine gewisse Anfangsgröße hat, zeigt dasselbe Verhalten, sobald die in Betracht gezogene Dehnung so groß ist, dass die Anfangsgröße gegenüber der Größe der gedehnten Blase vernachlässigt werden kann. Alsdann verhält sich die vollkommen elastische Blase von endlicher Anfangsgröße wie die von unendlich kleiner Anfangsgröße, d. h. der Druck steigt bei zunehmender Dehnung nicht weiter.

Für Gummiblasen von endlicher Anfangsgröße ist gezeigt worden, dass sie sich annähernd so verhalten wie vollkommen elastische

Blasen. Der Druck steigt bei zunehmender Dehnung zuerst an, wie es für die vollkommen elastische Blase von endlicher Anfangsgröße zutrifft, die Dehnung läßt sich aber so weit treiben, dass die Anfangsgröße gegenüber der Größe der gedehnten Blase verschwindend klein ist; der Druck nimmt dann bei weiterer Dehnung nicht mehr zu.

Bei Gummiblasen findet man ferner in den meisten Fällen Abnahme des Druckes mit wachsender Dehnung, weil die Wand der Gummiblasen mit zunehmender Dehnung leichter dehnbar wird.

Für die organischen Hohlgebilde ist aus diesen Angaben Folgendes abzuleiten:

1. Die Beziehung zwischen Druck und Wandspannung im allgemeinen muss dieselbe sein, wie sie für die vollkommen elastische Blase theoretisch entwickelt worden ist. Wenn zunächst kugelförmige organische Hohlgebilde in Betracht gezogen werden, so muss die Wandspannung längs des Umfanges dem Binnendruck auf den Flächeninhalt des Umfanges gleich sein.

Schon gegen diesen Grundsatz wird an vielen Stellen der physiologischen Literatur verstoßen, indem angegeben wird, der Druck sei der Wandspannung proportional.

So sagt Kelling[1]), indem er Druck und Wandspannung einfach identifiziert, „von der Nullkapizität [so nennt Verfasser das, was im obigen als „Anfangsgröße“ bezeichnet ist] an steigt der Druck innerhalb einer bestimmten Dehnungsgrenze proportional der Ausdehnung der Wand (Hooke'sches Gesetz 1679).“

Hierzu ist zu bemerken, dass es allerdings auf die Grenze ankommt, innerhalb deren man den Vorgang betrachten will, denn für ganz minimale Dehnungen fallen die Unterschiede zwischen den verschiedenen Proportionalverhältnissen in die Fehlergrenzen, und man kann dann eben nur sagen, dass mit der Dehnung auch der Druck steigt. Aus den weiteren Angaben Kelling's geht indessen hervor, dass er diese Grenzen gar nicht im Sinne hat, und dass vielmehr seine eigenen Beobachtungen an Gummiblasen seinem oben angeführten Satze aufs deutlichste widersprechen. Das Hooke'sche Gesetz sagt übrigens über Binnendruck in Blasen gar nichts aus. Dagegen gibt Kelling in einigen anderen Sätzen wenigstens eine Andeutung richtigerer Auffassung, indem er sagt: „Der Druck ist ferner proportional der Oberfläche, wächst also quadratisch“ — und: „Die Spannung der Oberfläche ist nur das Multiplum (π. Constans) der linearen Dehnung.“ „Es kann sich infolgedessen ereignen, dass der Druck bei steigender Ausdehnung sogar sinkt.“ Weiter unten lässt aber Verfasser diese ganz richtige Betrachtung beiseite, und nimmt, um die Abnahme des Druckes bei wachsender Dehnung zu erklären, seine Zuflucht zu angeblichen Zustandsänderungen im Gummi.

2. Bei der Beurteilung der Dehnung organischer Blasen muss

1) Zeitschr. f. Biol. 44, S. 161.

ebenso wie bei theoretischer Betrachtung vollkommen elastischer Blasen unterschieden werden zwischen denjenigen Fällen, in denen die Dehnung soweit geht, dass die Anfangsgröße gegen die Größe der gedehnten Blase verschwindet, und denjenigen Fällen, in denen die Anfangsgröße durch die Dehnung nicht wesentlich vermehrt wird.

a) Das erste trifft beispielsweise für die Dehnung der Blase oder des Magens zu, die bis auf das vielfache ihres Anfangsdurchmessers gebracht werden können. Diese können für alle größeren Dehnungsgrade mit der unendlich kleinen vollkommen elastischen Blase verglichen werden und sie werden bei jedem Füllungsgrade denselben Binnendruck aufweisen, vorausgesetzt, dass die Elastizität der Wand sich mit der Dehnung nicht zu sehr ändert.

b) Beispiele der zweiten Art sind das Herz, soweit seine elastische Spannung in Betracht kommt, ferner die Fälle der ersten Art bei geringeren Dehnungsgraden, endlich Hydrocelen und ähnliche Gebilde. Hier wird bei zunehmender Füllung der Druck stark ansteigen, so dass er der Annahme, er sei proportional der Wandspannung annähernd entspricht.

3. Bei solchen Hohlorganen, die in hohem Grade dehnbar sind, bei denen aber der Einfluss der Anfangsgröße keine wesentliche Rolle spielt, ist der Druck nur dann wirklich konstant, wenn die Spannung der Wand für gleiche Dehnungen um gleiche Beträge zunimmt.

Dies ist wie oben beschrieben für die Gummiblasen nicht der Fall, da sie für größere Spannung immer leichter dehnbar werden; deshalb sinkt auch in Gummiblasen der Druck mit zunehmender Füllung.

Für die organischen Gewebe, insbesondere für die Muskelfasern, gilt nun gerade das Gegenteil wie für die Gummiblasen. Ihre Spannung nimmt mit wachsender Verlängerung immer stärker zu. Infolgedessen werden Hohlorgane aus solchen Gebilden auch unter den Bedingungen, wo bei vollkommener Elastizität der konstante Druck herrschen würde, mit zunehmender Füllung wachsenden Druck zeigen. Man wird also bei der Auftreibung eines solchen Organs nicht zu einem konstanten Druck kommen, sondern der zur Ausdehnung erforderliche Druck wird dauernd immer weiter wachsen. Dieser Fall würde also scheinbar der Annahme entsprechen, dass der Binnendruck direkt von der Wandspannung abhänge und deshalb mit steigender Wandspannung dauernd steige. Da, wie oben gezeigt, bei gleichmäßiger Dehnbarkeit der Wand trotz beliebigen Ansteigens der Dehnung und Spannung keine Druckerhöhung eintritt, ist in diesem Falle die Drucksteigerung nur ein Ausdruck der Ungleichmäßigkeit der Dehnbarkeit. Die Steigerung des Druckes, ebenso wie das Absinken im Fall der Gummiblase, wird daher, im Vergleich zum Anwachsen der Wandspannung selbst, nur ganz geringfügig sein.

4. Außer den Elastizitätsverhältnissen der Wandung oder ihrer Bestandteile kommt bei der Beurteilung der organischen Hohl-

gebilde endlich noch ein Umstand sehr wesentlich in Betracht, der in der theoretischen Erörterung nicht berücksichtigt worden ist, und auch bei den Versuchen an Gummiblasen keine wesentliche Rolle zu spielen scheint. Die Zahl der Muskelfasern, z. B. die die Wand der Harnblase bilden, bleibt dieselbe, gleichviel ob die Blase kontrahiert oder erschlafft ist. Es müssen sich also die Fasern über einen viel größeren Raum verteilen, wenn die Blase ausgedehnt wird, und es werden auf den gleichen Raum viel weniger Fasern kommen als zuvor. Aus diesem Grunde ist anzunehmen, dass beispielsweise die Blasenwand, obschon die einzelnen Fasern mit zunehmender Dehnung immer weniger nachgeben, im ganzen eine zunehmende Dehnbarkeit zeigt. v. Grützner[1]) hat anatomisch nachgewiesen, in welch erstaunlichem Grade sich die Muskelfasern in der Wandung gedehnter Hohlorgane verschieben. Auf diesen Beobachtungen fußend, darf man voraussetzen, dass sich alle organischen Hohlgebilde, die stärkerer Dehnungsgrade fähig sind, wie Gummiblasen verhalten, das heißt, dass die Wandspannung mit zunehmender Dehnung immer weniger zunimmt, und dass der Binnendruck mithin bei stärkerer Füllung sinken muss.

Diese Betrachtung, die ohne weiteres erklärt, warum der Druck in der Harnblase selbst bei dem höchsten Füllungsgrad den Druck bei mittlerer Füllung nicht übersteigt, müsste allerdings erst durch genauere Untersuchung der Spannungsverhältnisse bestätigt werden.

Wenn es der Entschuldigung bedarf, dass ich an dieser Stelle eine Untersuchung veröffentliche, die keine eigentlich biologische Tatsachen, vielmehr rein physikalische Dinge betrifft, so kann ich mich darauf berufen, dass Roy und Adami in ihrer Arbeit über die Herztätigkeit[2]) den Wunsch ausgesprochen haben, es möchte die Beziehung der Wandspannung zum Binnendruck Gegenstand genauerer Untersuchung werden.

Emil Abderhalden. Lehrbuch der physiologischen Chemie in dreißig Vorlesungen.

Berlin-Wien 1906. Verlag von Urban u. Schwarzenberg.

Seit langem wohl hat die physiologische Literatur keine ähnliche Bereicherung erfahren, wie durch das vorliegende Werk. In 30 Vorlesungen hat Abderhalden den gewaltigen Stoff der physiologischen Chemie niedergelegt. Es hält schwer, angesichts der Fülle des hier zusammengefassten Materials auch nur annähernd in Kürze über den Inhalt dieses Buches zu berichten. Dem Referenten erscheint es wichtiger, hier zunächst über das Wesen und die Art

1) Ergebnisse der Physiologie Bd. 2, 1.

2) Transact. Royal. Soc. 1892, Vol. 183 B, p. 211.

dieser umfassenden Arbeit zu sprechen. Denn es handelt sich hier um ein Buch, das in seinem Gesamtaufbau durchaus eine literarische Neuerscheinung ist.

Die Form der Vorlesungen bringt bei einem „Lehrbuch" für den Autor wie für den Leser viel Dankenswertes. Auf der anderen Seite aber birgt sie die Gefahr in sich, dass dem behandelten Stoff nur allzuleicht die organische Architektur verloren geht. In meisterhafter, man kann sagen künstlerischer Weise hat der Verf. diese Gefahr vermieden, ohne dem Anschaulichen, das diese Form bietet, irgendwie zu entsagen.

Die gewaltige Fülle des Tatsachenmaterials ist mit einer erstaunlichen Beherrschung des Stoffes bewältigt. Trotz dieser inhaltlichen Fülle aber wird das Werk nicht die Aufeinanderfolge zahlloser Einzelthemen und Tatsachen. A. ist in der Wahl des rein deskriptiven Materials nicht von dem Gebot des „Erschöpfenden" oder des „Verständlichen" geleitet worden, sondern von dem Gebot der universellen Bedeutung des zu verwertenden Themas, als dem Glied eines organischen Ganzen. Dieses große Ganze aber ist für den Verf. nicht die von der Physiologie abgetrennte Spezialwissenschaft der physiologischen Chemie, sondern die über die Physiologie hinaus auf die Erkenntnis der gesamten belebten Welt ausgedehnte, wissenschaftliche Forschung, soweit sie auf chemischer Grundlage ruht.

Auf der Basis einer solchen Anschauung ist das Werk ausgebaut zu einer allgemeinen biologischen Chemie, die Verf. in den letzten Kapiteln in ihren weitesten Konsequenzen verfolgt. Von diesem höheren Gesichtspunkt aus konnte A. das Material sichten und auswählend kritisch beleuchten. Dieser Standpunkt ist zugleich die Quelle für eine Fülle neuer Ideen von allgemeinster Bedeutung. Aber nicht nur in der Wahl des Materials, das durch seine Vielseitigkeit imponierend wirkt, sondern auch in der dispositionellen Verteilung des Stoffes hat A. seinen kritischen Standpunkt eingehalten.

Allgemein gesagt behandeln die Vorlesungen: die Grundsubstanzen der belebten Welt, die Natur der umgesetzten Stoffe in ihren verschiedenen Durchgangsstadien, und schließlich die Mittel und Wege der Stoffwechselprozesse, d. h. den Mechanismus der Lebenserscheinungen.

In einer Einleitung, die an sich ein Meisterwerk plastischen naturwissenschaftlichen Denkens ist, wird das Thema umgrenzt. Schon hier weist Verf. auf die zahllosen Lücken unseres Wissens hin und warnt, die Hypothese an Stelle der Tatsachen treten zu lassen. In allen späteren Kapiteln begegnen wir immer wieder der erstaunlichen Objektivität und Kritik des Verf. Das Fehlen weiterer Spekulation in der Beurteilung dieses vielbearbeiteten Gebiets ist in der physiologisch-chemischen Literatur der letzten Jahre keine häufige Erscheinung.

In den Kapiteln der Grundsubstanzen (Kohlehydrate Vorles. II—V, Fette etc. Vorles. VI, Eiweißstoffe etc. Vorles. VII—IX) bespricht Verf. in übersichtlicher Weise die chemische Natur und das

Wesen der Substanzen, nicht ohne zahlreiche belehrende Auseinandersetzungen aus der allgemeinen oder speziellen Chemie (Stereoisomerie, Asymetrie, Konstitution u. s. f.). Die Bedeutung und physiologische Dignität wird im einzelnen erläutert, indem A. die Beispiele nicht nur der Welt der höher organisierten Lebewesen entnimmt, sondern vielfach an niederen Organismen oder an der Pflanzenwelt durchführt.

Der mehr oder weniger deskriptiven Darstellung der drei Hauptnahrungsstoffe folgt jeweils ein Kapitel, das den Abbau und Aufbau im tierischen und pflanzlichen Organismus behandelt (Kap. IV, XXI). A. löst also die Fragen des Gesamtstoffwechsels in die drei Einzelfragen nach dem Stoffwechsel der Zucker, Fette und Proteine. Durch diese getrennte Darstellung der gleichzeitig verlaufenden Prozesse gewinnt das Verständnis des Lesers ungeheuer. Wir begleiten so jede einzelne Gruppe „auf ihren Resorptionswegen bis zu ihren Assimilationsstätten und lernen ihre Beziehungen zu den einzelnen Organen" kennen. So wird eine exakte Grundlage geschaffen, die die bereits in diesen Kapiteln behandelten Stoffwechselstörungen: Diabetes, Adipositas, Alkaptonurie, Zystinurie in klareren Umrissen erkennen lässt. Denn die Erkenntnis der pathologischen Beziehung wird nur durch die physiologische Grundlage ermöglicht, nicht umgekehrt.

Sicher aber sind es nicht nur didaktische Rücksichten, die den Verf. zu der Angliederung dieser Stoffwechselkapitel an die Besprechung der Einzelstoffe geführt haben. Jener oben geschilderte Gesichtspunkt einer Verallgemeinerung der im Einzelfall gemachten Erfahrungen tritt hier klar zutage und vermittelt uns die Schulung eines richtigen physiologischen Denkens. So benützt Verf. das Kapitel des Kohlehydratstoffwechsels zu einer meisterhaften Schilderung über den Kreislauf des Kohlenstoffes in der belebten organischen Natur, das Kapitel des Proteinstoffwechsels im gleichen Sinn für das Studium der Stickstoffquellen und Kreisprozesse. Hier wie dort wird auf die wunderbare Symbiose der Tier- und Pflanzenwelt in der Synthese und Assimilation hingewiesen. Von den einfacheren Verhältnissen ausgehend gewinnt das Verständnis und Interesse an dem normalen (Glycogen) und pathologischen Zuckerstoffwechsel (Glycosurie) sowie an den Stoffwechselendprodukten der Proteine (Kap. XII).

Das 14. Kapitel, zu dem den Verf. nicht nur die subjektive kritische Sichtung und sein eminentes Wissen, sondern seine reichen experimentellen Erfahrungen befähigen, behandelt die Eiweißkörper. Hier dürfte das Beste und Kritischste über die Proteinchemie der Literatur gegeben sein. A. verlässt das bisher übliche System der Einteilung der bekannten Proteine, die er im einzelnen nur nach ihrer Gruppenreaktion beschreibt, wohl mehr in Konzession an die historische oder sprachlich notwendige Klassifikation. In den Vordergrund rückt er die einzelnen Bausteine und die Bindungsformen der Bausteine miteinander. Das Kapitel der Eiweißsynthese, das in dieser Zeitschrift bereits referiert ist, die Summe der bedeutungsvollen Arbeiten E. Fischer's über die Klasse der Polypeptide, ihr

Verhalten zu den Fermenten, im Organismus u. s. w. findet von berufenster Stelle eine lichtvolle Darstellung. In den Kapiteln des Eiweißstoffwechsels findet der Leser wohl die größte Fülle neuer Ideen. A. verteidigt auch hier seine mehrfach vertretene Ansicht von dem weitgehenden Abbau im Verdauungskanal und hebt die Bedeutung der Verdauung für die Umwandlung körperfremden Eiweißes zu körpereigenem hervor.

Kap. XV behandelt die Nukleoproteide und deren Spaltungsprodukte, die besonders für den Kliniker beim Studium der Gicht mancherlei Unbekanntes enthalten. Die im einzelnen dargestellten Nahrungsstoffe, Fette, Kohlehydrate und Eiweiß werden im folgenden Kapitel in ihren Wechselbeziehungen zusammengefasst, das Gesetz der Isodynamie kritisch besprochen und die wichtige Frage nach dem Uebergang eines dieser drei Stoffe in einen anderen diskutiert und durchaus im positiven Sinn beantwortet. So bildet diese Zusammenfassung die Brücke zu den späteren Kapiteln des Gesamtstoffwechsels.

Es folgt die Besprechung der anorganischen Nahrungsstoffe, indem besonders die lichtvolle und energisch-kritische Darstellung der Bedeutung des Eisens im Haushalt des gesunden oder kranken Körpers erwähnt sei. Verf. weist hier scharf auf die Beziehungen des Hämoglobins zum Chlorophyll der Pflanze hin. Mit dankenswerter Offenheit deckt hier A. die Lücken unseres Wissens in der Eisentherapie der anämischen Chlorose auf, indem er z. B. darauf hinweist, dass in dem kohlenstoffreichen, großen Hämatinmolekül das Eisen nur einen locker gebundenen Bruchteil ausmacht, d. h. der kohlenstoffreichen Komponente bis jetzt keine Aufmerksamkeit entgegengebracht wurde.

In engerem Zusammenhang stehen die folgenden Vorlesungen (Kap. XVIII—XX), indem bei den Prozessen der tierischen Oxydation die für dieselbe postulierten Sauerstoffüberträger und die ihnen verwandten Oxydasen und Katalasen zu der Frage der Fermente (Kap. XX) führen. Gerade diese beiden Kapitel müssen dem Biologen reiches und chemisches Material für neue Fragestellungen liefern, nachdem durch den Verf. mit Hilfe der Peptide ein Mittel an die Hand gegeben ist, z. B. die proteolytischen Fermente in ihren Funktionen und Intensitäten feiner zu differenzieren. Die weitere dispositionelle Anordnung des Werkes entspricht durchaus dem physiologischen Ablauf der Stoffumsetzungen. Kennen wir bis jetzt die Nahrungsstoffe und die Umwandlungen, die sie erfahren, so folgen die Agentien, welche diese Umsetzungen vollziehen. Im weiteren lernen wir die Organe kennen (Kap. XXI—XXIII), an die diese Vorgänge lokal gebunden sind. Nach einer klaren Schilderung der sekretorischen Darmfunktion, speziell der Pawlow'schen Experimentalergebnisse wendet sich Verf. der wichtigen Frage der Resorption und Assimilation zu. Hier begegnen wir wieder einer ganz neuen subjektiven Darstellung.

Verf. stellt sich durchaus auf den Standpunkt einer an der Resorption aktiv in ganz bestimmter Richtung beteiligten Zellfunktion. Die Resorption der Zelle vergleicht er mit der Sekretion,

wobei im letzten Fall die Zelle ein Material dem Blut, im ersteren dem Darminhalt entnimmt. Dieser Gedanke wird in geistvoller Weise ausgeführt.

Für diesen Vorgang werden aber keine unbekannten Kräfte in Anspruch genommen, sondern A. vermutet in den Zellen eine der Fermentwirkung ähnliche Konfiguration, die auf die ihr zugeführten Substanzen spezifisch eingestellt ist. In Konsequenz der Anschauung, dass eine fortschreitende Resorption mit einer sofort einsetzenden Synthese verknüpft ist, verlegt A. die wesentlichen Prozesse der Eiweißsynthese in die Darmwand. Auch die Bedeutung der Verdauung wird in ein neues Licht gerückt, da ihr nach den Ausführungen A.'s ein wesentlicher Anteil an der Assimilation körperfremden zu körpereigenem Eiweiß zukommt.

Aus dem sehr originellen Kapitel XXVI (die Beziehungen der einzelnen Organe zueinander), in dem auch die Fragen der inneren Sekretion kritisch beleuchtet werden, erhellt wiederum das verdienstliche Bestreben des Verf., die Tatsachen unter gemeinsame biologische Gesichtspunkte zu bringen.

Kap. XXVII—XXVIII enthält das Bild des Gesamtstoffwechsels in klarer und prägnanter Darstellung.

Zum Schluss folgen zwei Kapitel „Ausblicke", in denen A. unter Erklärung der modernen biologischen Forschung und der Ehrlich'schen Lehre die Konsequenzen seiner Lehre zieht und in geistvoller Weise über die Fragen der Erhaltung der Art und der Vererbung spricht. Auch diese Begriffe werden dargestellt als einer chemischen Erklärung zugänglich. Auch hier verlässt A. den Boden des experimentell Erhärteten nicht und führt uns mit diesen Ausblicken nicht in das Land der phantasievollen Hypothese oder Spekulation.

Dieses Werk, das vorzügliche Literaturangaben enthält, wird inhaltlich sicher jedem, der an naturwissenschaftlichen Fortschritt aktiv oder passiv teilnimmt, eine Fülle von Neuem und Unbekanntem bringen. Es wird aber auch durch seine scharfe Kritik der Anlass mancher Nachprüfung und neuen Fragestellungen werden und durch diese Wirkung den Wert eines „Lehrbuches" weit übersteigen.

F. Samuely.

Beiträge zur Bekämpfung des Typhus im Deutschen Reiche.

Arbeiten aus dem kais. Gesundheitsamte, 24. Bd., 1. H., Berlin 1906.

Die in vorliegendem Hefte vereinigten Arbeiten sind naturgemäß im wesentlichen nur für Hygieniker und Aerzte wichtig. Aber einige Punkte in der modernen Lehre von der Verbreitung des Typhus, die in Aufsätzen dieses Heftes behandelt werden, werden auch die Biologen im allgemeinen interessieren.

Die Arbeiten sind fast alle hervorgegangen aus den mit Mitteln des Reiches ausgestatteten „Typhusstationen" in den linksrheinischen Gebieten des Reiches. Nach dem Plane von Robert Koch ist in diesen Provinzen, die seit langer Zeit vom Unterleibs-

typhus durchseucht sind, eine planmäßige Bekämpfung desselben von Reichs wegen unternommen worden, die es sich zum Ziele setzt, in jedem einzelnen zur Kenntnis der Behörden kommenden Fall den Wegen der Infektion nachzugehen und sie abzugraben. Bekanntlich hat bis in die letzte Zeit ein lebhafter Streit geherrscht zwischen der Pettenkofer'schen und der Koch'schen Schule über die Verbreitungsweise des Typhus. Ersterer hatte aus der zeitlichen und örtlichen Verbreitung des Unterleibstyphus den Schluss gezogen, dass dem Erdboden bei der Verbreitung desselben die allerwichtigste Rolle zukomme. Daraus folgerte er, dass in erster Linie der Baugrund der Städte durch zweckmäßige Fortschaffung des Abfalls und der Exkremente vor Verunreinigung geschützt und, da dies doch nicht vollkommen möglich sei, in zweiter Linie für reines, aus unbewohnten Gegenden stammendes Trinkwasser gesorgt werden müsse. Der große Erfolg der hierauf gerichteten hygienischen Maßregeln schien die Berechtigung der Anschauungen Pettenkofer's zu erweisen. Demgegenüber vertrat Robert Koch, seitdem das Typhusbakterium bekannt war, die Anschauung, dass das wesentliche die Uebertragung dieses Bakteriums auf allen möglichen Wegen, auch direkt vom Menschen auf den Menschen, sei und dass mit der Sanierung des Bodens allein der Typhus nicht ausgerottet werden könnte. Aus diesen Anschauungen entsprang auch sein Plan zur Typhusbekämpfung, wobei er zugleich voraussetzte, dass, ähnlich wie er und seine Schüler für die Cholera und die Malaria nachgewiesen hatten, es die leicht und nicht unter den typischen Erscheinungen erkrankten Menschen seien, die in vielen Fällen die Infektionskeime weiter verbreiteten. Diese Ansicht ist durch die Arbeit der Typhusstationen, die auch ein glänzendes Zeugnis für den Wert einheitlich, fast militärisch organisierter wissenschaftlicher Forschung darstellt, in vollstem Maße bestätigt worden. Aber die Verhältnisse sind doch bei dem Typhus noch etwas andere als bei Cholera und Malaria: hier sind es nämlich nicht nur die leicht aber frisch erkrankten Personen, besonders Kinder, die die Krankheit verbreiten, sondern ein kleiner Teil der Genesenen. Es hat sich herausgestellt, dass manche von diesen Monate, ja Jahre lang Typhusbakterien mit ihren Abgängen ausscheiden können, während sie selbst durchaus gesund sind. In manchen dieser Fälle finden sich die Krankheitserreger in so großer und vorherrschender Zahl in den Darmentleerungen, dass sie die in der Norm dort vorherrschenden, ihnen systematisch sehr nahe stehenden Kolibakterien verdrängt und gewissermaßen ersetzt haben. In anderen Fällen, in denen sie in verhältnismäßig geringer Zahl neben jenen, aber ebenso andauernd sich finden, ist es nach den Untersuchungen von Forster und Kayser in Straßburg höchst wahrscheinlich, dass sie dauernde, und zwar häufig gar nicht lästige Bewohner der Gallenblase geworden sind und von hier aus mit der Galle in den Darm und die Exkremente gelangen. Kayser veröffentlicht in dem vorliegenden Heft eine Reihe von Beobachtungen, die beweisen, dass solche Personen, die als Bazillenträger oder Bazillenausscheider bezeichnet werden, tatsächlich im

Verlauf längerer Zeiträume wiederholt auf Hausgenossen oder, durch Vermittlung von Milch, die durch ihre Hände gegangen ist, auch auf andere Personen den Typhus übertragen können.

Durch solche Erfahrungen werden die älteren Erkenntnisse, dass große Epidemien durch verunreinigtes Trinkwasser hervorgerufen und dieses zuweilen vom verseuchten Boden her infiziert wird, natürlich nicht umgestoßen. Aber da nach allen experimentellen Erfahrungen die Typhusbakterien in Wasser und Erde zuletzt immer von den unschädlichen Bakterien überwuchert und unterdrückt werden, blieb das immer wiederholte Auftreten der Krankheit in einmal durchseuchten Bezirken rätselhaft; nun wissen wir, dass die Krankheitskeime im Menschen selbst ihren dauernden Sitz haben, von dem aus sie auf den verschiedensten Wegen sich weiter ausbreiten können.

In biologischer Hinsicht aber scheint dies Ergebnis auch höchst bedeutungsvoll: wir kennen die Typhusbakterien als Erreger einer höchst heftigen, in ihrem Verlauf sehr charakteristischen Krankheit. Nicht ohne Grund hat man eine solche Krankheit als einen Kriegszustand des Organismus gegen die in ihn eingedrungenen Krankheitskeime aufgefasst; wir beginnen eben jetzt die zahlreichen Waffen, mit denen in diesem Kampf die Bakterien die Körperzellen und diese jene zu schädigen und sich selbst zu verteidigen suchen, kennen zu lernen: die Toxine, Hämolysine und Endotoxine der Bakterien, die Antitoxine und Bakteriolysine des Körpers, die Rolle der Phagozyten als Schutztruppen des Metazoon und die besondere Widerstandskraft der Bakterien, die wir als ihre Virulenz bezeichnen und wie alle die speziellen Definitionen und Bezeichnungen auf diesem vielbeackerten Gebiet noch heißen. Bei dem Typhus als einer akuten Krankheit kannten wir bisher nur zweierlei Ausgänge: entweder unterlag der Organismus den Bakterien und ging zugrunde, oder er siegte und entledigte sich dann seiner Feinde: der Ausgang in einen chronischen Krankheitszustand, wie er bei vielen anderen Bakterieninfektionen häufig eintritt, kommt beim Typhus nicht vor. Und nun lernen wir einen vierten möglichen Ausgang kennen: es wird gewissermaßen ein ehrlicher Friede geschlossen zwischen Mensch und Typhusbakterien, beide existieren miteinander, ohne sich zu beeinträchtigen. Ja, man könnte in gewissem Sinne von einer Symbiose reden: denn für die gesunden Bazillenträger sind die von ihnen beherbergten Typhusbakterien augenscheinlich nicht schädlich, diese aber haben große Vorteile; außer geeigneter Temperatur und Nahrung zu unbegrenzter Vermehrung wird ihnen Gelegenheit zur Weiterverbreitung auf andere empfängliche Wirte geboten. Dass dabei die Bakterien ihre krankheitserregenden Eigenschaften nicht eingebüßt haben, das beweisen uns eben die Beobachtungen Kayser's. Die betreffenden Menschen sind jedenfalls immun gegen Typhusbakterien geworden. Warum aber bei dieser, mit der Heilung einhergehenden Immunisierung in der Mehrzahl der Fälle die Bakterien ganz aus dem Körper verdrängt werden, in diesen Fällen aber im Darmkanal und seinen Annexen einen günstigen Nährboden finden, das ist uns noch

durchaus unbekannt. Wir können aber hoffen, gerade durch das genaue Studium dieser Unterschiede einen Einblick zu erlangen in die Bedingungen der Immunität des Wirtsorganismus und der Virulenz der Krankheitserreger.

Durch die neueren Untersuchungen ist auch die Erkenntnis erst gefestigt worden, dass es eine durch das Ueberstehen der Krankheit erworbene Immunität gegen Typhus gibt, die wohl zu vergleichen ist mit der altbekannten Pockenimmunität. Seltene scheinbare Ausnahmen, dass nämlich derselbe Mensch wiederholt an ganz voneinander unabhängigen Typhusinfektionen erkrankt, haben auch durch die Forschungen des letzten Jahrzehnts und zum guten Teil ebenfalls in den Typhusstationen, ihre Aufklärung gefunden, weil wir nun wissen, dass es mehrere, klinisch nicht unterscheidbare Formen des Unterleibstyphus gibt, die aber durch verschiedene, wenn auch sehr ähnliche Bakterienarten hervorgerufen werden.

Auf die Ergebnisse der erworbenen Immunität bezieht sich ein Aufsatz Conradi's in dem vorliegenden Heft: über den Zusammenhang zwischen Endemien und Kriegsseuchen in Lothringen; aus der Statistik der letzten Jahrzehnte zeigt er, dass in der Stadt Metz fast ausschließlich Eingewanderte und Kinder am Typhus erkranken. Daraus zieht er den Schluss, dass die erwachsene eingeborene Bevölkerung „durchseucht" ist, dass sie die Erkrankung in irgend einer, wenn auch leichtesten Form schon in der Kindheit überstanden hat. Und indem er dann weiter zeigt, dass schon seit Jahrhunderten bei jedem Heere, das nach Lothringen einrückte, der Typhus seuchenartig auftrat, ergibt sich der Schluss, dass diese Durchseuchung der Bevölkerung schon seit Jahrhunderten bestehe.

Es ist den Bakteriologen und insbesondere den Schülern Robert Koch's öfters der Vorwurf gemacht worden, dass sie „die Krankheit und das Bakterium identifizierten, während doch jene ein Zustand des Organismus sei, zu dem die Anwesenheit des betreffenden Bakteriums allein nicht genüge". Falls dieser Vorwurf je berechtigt gewesen sein sollte, so zeigen doch die vorstehenden Ausführungen, dass die Lehre und Methode Koch's zum mindesten die Korrektur in sich selbst tragen: denn sie haben uns nun den zunächst paradox erscheinenden Begriff der „gesunden Krankheitsträger" gebracht, für den der Typhus nicht das einzige Beispiel ist. Die weitere planmäßige Erforschung der Lebensbedingungen und Verbreitungswege jedes einzelnen Krankheitserregers, wie sie Robert Koch als Vorbedingung für die Bekämpfung der Infektionskrankheiten zur Anerkennung gebracht hat, wird auch für die Biologie des Parasitismus und der Symbiose fruchtbar sein.

Werner Rosenthal.

Rivista mensile di Pesca (lacustre, fluviale, marina).

Organo della Società Lombarda per la Pesca e l'Acquicoltura. Redazione: Prof. Dr. S. Mazzarelli, 1906. Milano.

Seit Jahren schon befindet sich im dritten Stock des Museo civico zu Mailand ein süßwasserbiologisches Laboratorium, welches unter Leitung des Professors Mazzarelli steht und mit dem auch

eine bakteriologische Abteilung verbunden ist, die Prof. Terni zu verwalten hat. Im Souterrain des mächtigen Palastes, welcher die prächtigen Schausammlungen des eigentlichen Museums enthält, sind zahlreiche Aquarien aufgestellt, welche zu Versuchszwecken — namentlich zum Studium der Fischkrankheiten — dienen. Die Arbeiten dieses Laboratoriums wurden bisher in einer Zeitschrift veröffentlicht, deren Titel „L'Acquicoltura Lombarda" war. Nun ist an deren Stelle das oben angezeigte größere Organ getreten, dessen erstes Heft soeben erschienen ist Ich möchte namentlich die deutschen Zoologen auf diese periodische Publikation aufmerksam machen, weil darin eine große Anzahl interessanter Tatsachen verzeichnet werden, welche wirksam zur Bereicherung der Wissenschaft dienen können. So enthält z. B. das vorliegende Heft u. a. eine dankenswerte Abhandlung über das Genus *Branchiobdella* von Dr. Umberto Pierantoni (mit Tafel), in Anschluss an welche auch die Verwandtschaftsverhältnisse dieser schmarotzenden Würmer diskutiert werden. Dem folgt ein Aufsatz über Psorospermosis oder Myxoboliasis der Barben. Diese Krankheit ist unter dem Namen Barbenseuche (Beulenpest) genugsam in Deutschland bekannt und seinerzeit auch von B. Hofer in München studiert worden. Dr. Pietro Stazzi, der sie neuerdings beobachtet hat, berichtet darüber mancherlei Neues. Ferner bringt Prof. Terni eine kritische Uebersicht über die Forschungen betreffend die Erkrankungen der Auster und der Miesmuschel und deren Zusammenhang mit dem Typhus. Weiter folgt ein Referat von Prof. Vinciguerra über die Ergebnisse des Internationalen Fischereikongresses zu Wien (1905), und den Schluss des Heftes bilden bibliographische Notizen in großer Fülle. Der Umfang der ganzen Publikation beträgt nahezu 100 Druckseiten.

Mit Bezug auf den Umstand, dass auch Mailand nach Schluss der Simplonausstellung auf dem jetzigen Ausstellungsterrain eine wohleingerichtete biol. Süßwasserstation erhalten wird, welche fortan an die Stelle der räumlich beschränkten Veranstaltung im Museo civico treten soll, möchten wir nochmals hervorheben, dass die hydrobiologischen Forschungen neuerdings einen großen Aufschwung in allen Kulturländern nehmen, nachdem sie Jahrzehnte hindurch hochgradig vernachlässigt und als unfruchtbar betrachtet worden sind.

Was Italien anbelangt, so ist die Begründung einer Forschungsanstalt für das Studium der Süßwassertiere und insbesondere auch für die nähere Erforschung der Fischkrankheiten auf die unausgesetzten Bestrebungen des Prof. Mazzarelli zurückzuführen, der sich namentlich auf letzterem Gebiete mit anerkanntem Erfolg betätigt hat und der für sein Vaterland das bedeutet, was Prof. Bruno Hofer in München für die Ichthyopathologie in Deutschland ist. Ich habe mir das Gebäude der künftigen lombardischen Süßwasserstation in Mailand unlängst angesehen und kann wohl sagen, dass es der geschmackvollste Tempel der jungen Wissenschaft der Hydrobiologie ist, der bis jetzt existiert. **Dr. Otto Zacharias (Plön).**

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark. Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVI. Bd. 1. November 1906. № 23.

Inhalt: Janicki, Über Ursprung und Bedeutung der Amphimixis (Schluss). — Koltzoff, Über das Skelett des tierischen Spermiums. — Fuchs, Zur Physiologie der Pigmentzellen. — Nagel, Handbuch der Physiologie des Menschen. — Warren Triennial Prize.

Über Ursprung und Bedeutung der Amphimixis.

Ein Beitrag zur Lehre von der geschlechtlichen Zeugung.

Von C. v. Janicki.

(Schluss.)

Mit der Summierung von Keimsubstanzen drängt sich ohne weiteres das Problem der Reduktionsteilung auf. Indessen sehe ich mich genötigt, auf dem in neuerer Zeit so eifrig bearbeiteten Gebiet mit Deutungen zurückzuhalten, so wenig auch eine solche Reserve der Überzeugungskraft der entwickelten Anschauungen förderlich sein kann. Doch will ich im negativen Sinne vorgehen und angeben, was anzuerkennen ich nicht imstande bin, obwohl dies — ich weiß es wohl — eine leichtere Arbeit ist als das Aufbauen. Ich meine die Weismann'sche Auslegung der Reduktionsteilung und namentlich der zweiten Richtungsteilung als einer qualitativen Reduktionsteilung, durch welche allein ein reiches Feld für Herstellung unzähliger Idkombinationen sich eröffnet. Diese Auslegung folgt als notwendige Konsequenz, sobald man mit Weismann die Idanten (= Chromosomen) aus individuell verschiedenen Iden zusammengesetzt sein lässt[1]). Darum müsste jede Kritik, da die Chromosomenreduktion

1) In neuester Zeit schließt sich auch E. Strasburger im wesentlichen der Weismann'schen Annahme an. Vgl. E. Strasburger, Die stofflichen Grundlagen der Vererbung etc. p. 25 u. f.

eine unbestreitbare Tatsache ist, an der Weismann'schen Architektonik der Chromosomen ansetzen. Doch ich tue es nicht, weil ich meinerseits auf jede Bezugnahme der Keimsubstanzen auf sichtbare Teile des Kernes, wie der Zelle überhaupt, von vornherein verzichte. Darum will ich nur allgemein andeuten, was mir an der Weismann'schen Reduktionsidee unannehmbar vorkommt, ganz abgesehen von der tatsächlichen Chromosomenreduktion, wobei ich die vorher gewonnenen Anschauungen als Vergleichsmaßstab benütze. Die Halbierung der Idzahl des Keimplasmas ist nach Weismann mit einer Neukombinierung (Neotaxis) der Ide verbunden, denn es gibt eine große Zahl von Kombinationen, welche Ide ausgeschaltet und welche im Eikern verbleiben sollen, so gut wie beim Abheben eines Kartenspiels auf die Hälfte, je nach vorheriger Mischung, eine Menge von Kombinationen in beiden Hälften sich ergibt. Die Ide liegen also starr und unabhängig voneinander — wie die Karten — da, und es ist dem Zufall anheimgestellt, welche Ide zusammen ausgestoßen und welche zurückbleiben werden. Gerade an dieser Möglichkeit so zahlreicher Kombinierung der gleichsam passiv beieinandergehäuften Ide, welche Möglichkeit, ich wiederhole es, für sichtbare Elemente ja unbestreitbar ist, gerade daran muss ich mich stoßen, so plausible Konsequenzen sie auch nach sich führt. Für meine Vorstellung müssen die Keimsubstanzen jedesmal zu einer organischen Einheit von wunderbarer Korrelation der Teile zusammentreten, und wenn einzelne Keimsubstanzen im Lauf der Zeit zugrunde gehen sollten, so ist das nicht eine passive Ausschaltung, sondern ein Untergehen im Lebensprozess des Ganzen, ein Kampf im Mikrokosmos unter beständiger Fühlung zwischen den Teilen, wenn auch keine Germinalselektion. Die Leitung der Ontogenese übernehmen ja nach Weismann alle vorhandenen Ide zusammen, da wirken sie vereint[1]), aber eben darum gewinne ich den Eindruck, als ob die Ide, je nach Bedürfnis der Theorie, einmal unabhängig voneinander zusammengewürfelt wären, das anderemal hingegen sich innig die Hand gereicht hätten. Für Weismann ist, außer der Germinalselektion, vor allem die Personalselektion, welche den eigentlichen schaffenden, vitalen Faktor im organischen Geschehen abgibt, darum kann auch der Prozess, durch welchen der Naturzüchtung ein überreiches Material an individuellen Variationen zur Auswahl geboten wird, rein mechanisch, passiv und zufällig zustande kommen. Für mich fällt der Faktor der Naturzüchtung in seiner dominierenden Gestalt so gut wie ganz weg und die eigentliche aktive Vitalität muss in die kleine Welt der Keimsubstanzen verlegt werden. Die Erbteile sollen auch gar nicht reduziert werden. Die Natur will die Zahl der Chromosomen konstant erhalten, daran ist kein Zweifel.

1) A. Weismann, Vorträge etc. Bd. II, S. 43.

Aber die Keimsubstanzen streben durch Amphimixis möglichst vollkommen einer Mikropanmixis als Grenzwerte zu. Sie bilden eine einheitliche Welt für sich, die immer wächst, und was beim Reduktionsprozess geteilt wird, das kann — die Richtungskörper sind ja abortive Eier — nur Teilung einer Einheit, unter Wachstum, in gleichwertige Einheiten sein[1]). Verschwendet werden die Keimsubstanzen von der Natur ja doch, das lehrt jede Samenentleerung. Was mir aber undenkbar bleibt, das ist die Annahme, dass in dieser Einheit von Keimsubstanzen bald diese, bald jene Gruppen von Erbteilen, unter Spiel des Zufalls, im Reduktionsprozess herausgestoßen werden sollten, wie die Karten beim Abheben eines Kartenspiels voneinander gesondert werden. Die Summe von Keimsubstanzen ist eben ein organisches Ganzes, und nicht mit einem Haufen loser Blätter zu vergleichen. — Doch ich breche hier ab und hoffe nicht missverstanden zu werden.

Die von Haecker und Rückert festgestellte Selbständigkeit väterlicher und mütterlicher Kernanteile in der Keimbahn von *Cyclops*, welche Erscheinung neuerdings durch Haecker eine umfassende kritische Darstellung auf Grund ausgedehnten Vergleichsmaterials erfahren hat[2]), kann gegen die Summierung von Keimsubstanzen, deren Verteilung in den Chromosomen vorläufig vorausgesetzt, nicht verwertet werden. Denn es findet ja nach Haecker bei der Eireifung von *Cyclops* eine gleichmäßige Mischung großväterlicher und großmütterlicher Elemente und eine Paarung je eines großväterlichen und großmütterlichen Einzelchromosoms auf Grund besonderer Affinitäten statt. Die Sättigung der „sexuellen Chromotaxis" (Haecker) ist hier auffallenderweise bis an Schluss der Kindergeneration verschoben[3]). — Im übrigen aber können hier wie überhaupt meine Deutungen nicht Schritt für Schritt mit morphologischen Befunden der Befruchtungslehre parallelisiert werden, es wäre das in Anbetracht des rein allgemeinen und theoretischen Charakters der Prämissen unmöglich. Darin mag, ich gebe es zu, die schwache Seite meiner Argumentation liegen.

Eine Schwierigkeit bietet sich meiner Vorstellung vom Ursprung der Amphimixis, wie übrigens einer jeden Deutung dieser

1) Es sei hier auf die übereinstimmenden Züge mit O. Hertwig's Auffassung hingewiesen, ohne dass die Differenzen weiter erörtert werden können. Vgl. O. Hertwig, Allgemeine Biologie. Jena 1906, p. 361.

2) V. Haecker, Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. 1903.

3) V. Haecker, l. c., p. 341—345, 379, 380. — Dieses eigentümliche Verhalten rückt jetzt aus seiner isolierten Lage heraus, nachdem durch die Schule Strasburger's analoges Getrenntbleiben von Sperma- und Eikern durch die ganze doppeltchromosomige Generation bis zum Zeitpunkt der Reduktionsteilung bei gewissen Pilzen festgestellt worden ist. Vgl. E. Strasburger, Die stofflichen Grundlagen der Vererbung etc. p. 34—39.

letzteren als physiologischer Notwendigkeit, und dies ist das Vorkommen asexueller Vermehrung als ausschließliche Form der Fortpflanzung. Allerdings ist diese primäre und gänzliche Asexualität im Reich der Lebewesen sehr selten; meines Wissens beschränkt sich dieselbe auf Bakterien, Cyanophyceen, Myxomyceten Basidiomyceten, Amoebinen und wohl auch Laminariaceen. Eine positive Lösung der genannten Schwierigkeit bietet sich nicht. In Anbetracht der ungeheuren Verbreitung der Sexualität indessen wäre ich geneigt, anzunehmen, dass mit der Zeit der Kreis der asexuellen Formen noch mehr schrumpfen wird; handelt es sich doch um kleine und kleinste Vertreter der Lebewelt und es kann noch manches Verborgene in ihrer Lebensweise stecken. So ist auch z. B. bei den Sproßpilzen (Saccharomyceten), einer Gruppe der Kryptogamen, die nach A. Fischer eine tiefere phylogenetische Stellung einnimmt als die Bakterien[1]), in neuester Zeit primitive Sexualität entdeckt worden[2]). Haben nicht Klebs (1892) und Senn (1900) für die Flagellaten die Abwesenheit geschlechtlicher Fortpflanzung konstatiert?[3]). Und bald darauf hat die Entdeckung der Sexualität in dieser Gruppe Einkehr gehalten[4]). So sagt auch R. Hertwig von den Befruchtungserscheinungen: „Ich zweifle nicht mehr, dass sie bei allen Protozoen vorkommen und dass nur ihre Seltenheit und die Schwierigkeit des Nachweises Ursache sind, warum sie bei so vielen Arten bisher noch nicht beobachtet worden sind[5])." — Es bleiben dann wohl solche Fälle von Asexualität übrig, die auf sekundärer Verkümmerung der Geschlechtstätigkeit beruhen, und zwar entweder in Form von ausschließlicher Parthenogenesis (manche *Cypris*-Arten, *Rhodites rosae*) und rein vegetativer Fortpflanzung (kultivierte Bananen, Weinrebe, Kartoffel etc.) oder in Form von Heterogonie (Daphniden, Gallwespen, Blattläuse, viele Würmer etc.). Indem ich die Heterogonie außer acht lasse — denn hier ist ja die Amphimixis nur selten geworden, um die Vorteile der Parthenogenese zu erkaufen (Weismann) — betrachte ich die zwei erst-

1) A. Fischer, l. c., p. 247.

2) A. Fischer, l. c., p. 248.

3) Zitiert nach Prowazek. Vgl. S. Prowazek, Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Arbeiten aus dem kais. Gesundheitsamte, Bd. 21, 1904, p. 1.

4) Prowazek, l. c., p. 12—19, 28—32, 34—38.

5) R. Hertwig. Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung? Sitzungsber. der Gesellsch. f. Morphologie und Physiologie in München, 1899, Heft II (Separat), p. 3. — Die Deutung der eigentümlichen von Schaudinn beobachteten Vorgänge am *Bacillus bütschlii* während der Sporenbildung als „primitive Art der Selbstbefruchtung", dürfte noch der Diskussion unterliegen. Vgl. Fr. Schaudinn, Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. Archiv für Protistenkunde, Bd. I, 1902, p. 307, 308, 319—329.

genannten Erscheinungsgruppen. Ich glaube, dass durch den Ausfall der Amphimixis diesen Organismen tatsächlich in ihren wesentlichen Lebensverrichtungen etwas fehlt. Allerdings, diesen Mangel vermögen wir ihnen nicht anzusehen, auch in den 80 *Cypris*-Generationen der Weismann'schen Kulturen nicht[1]). Denn es handelt sich nicht um dieses oder jenes Merkmal, das die Degeneration verriete, es handelt sich um die Art und Weise, wie die Spezies im Lauf der Jahrhunderte sich in das Ganze des Naturhaushalts hineinzupassen versteht, und in diesem Sinne, denke ich, sind die erwähnten Lebewesen mit Preisgabe der Amphimixis unrettbar in eine phylogenetische Sackgasse geraten. Die Amphimixis ist eine physiologische Notwendigkeit, aber ihre Nichtbefriedigung vernichtet das Leben nicht so unmittelbar und nicht so deutlich für unsere Augen, wie etwa das Entziehen des Sauerstoffs bei einem aëroben Wesen. Ihr Fehlen wird sich nicht im Augenblick rächen, sondern nur in großen Zeiträumen, darum bleibt aber das, was fehlt, eben etwas Wesentliches. Indes, dies brauche ich nicht weiter zu begründen; kommt doch Weismann selbst, der Gegner einer jeden Deutung der Amphimixis als physiologischer Notwendigkeit, zu folgendem Schluss: „Wenn dieselbe (= Amphimixis) im Laufe der Phylogenese von einzelnen Gruppen von Lebensformen aufgegeben worden ist, so geschah dies, weil ihnen dadurch andere Vorteile erwuchsen, die sie im Kampf um die Existenz augenblicklich besser sicherten; es ist aber anzunehmen, dass sie dadurch ihre volle Anpassungsfähigkeit eingebüßt, also ihre Zukunft gegen die momentane Sicherung ihrer Existenz hingegeben haben“[2]). Und mehr behaupte ich ja auch nicht. — Beweisen lässt sich meine Auffassung nicht, sie bleibt eben eine Überzeugung, aber das Gegenteil ist, trotz vielfacher Bemühungen gleichfalls nicht bewiesen[3]). Ich denke, dass Nägeli mit weitem Blick ausschauend die folgenden Worte schrieb: „Bei der geschlechtslosen Vermehrung ist eine Vereinigung verschiedener Individuen nicht möglich. Die Störung der Zusammenpassung[4]), die in einem Individuum in einer bestimmten Richtung begonnen hat, wird daher in den folgenden Generationen sich zwar langsam aber unaufhörlich steigern und zuletzt zu einem sicheren Untergang führen, wenn nicht etwa die Bewegung durch innere und äußere Ursachen abgelenkt wird. Daraus folgt mit Notwendigkeit, dass die Kulturrassen, welche durch Stecklinge, Knollen, Propfreiser etc. konserviert werden, wie die Obstsorten,

1) A. Weismann, Vorträge etc. Bd. II, p. 259, 260.

2) A. Weismann, Ebenda. p. 297.

3) Vgl. z. B. Möbius, Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung der Gewächse. Jena 1897, Kap. II.

4) Vgl. die oben gegebene Darstellung von Nägeli's Ansichten über das Wesen der Sexualität.

Weinsorten, die Kartoffeln, viele Zierpflanzen mit der Zeit eine krankhafte Degeneration eingehen und endlich aussterben[1])".

Dass ich nach alledem die Meinung R. Hertwig's, wonach die Ruhezustände der Pflanzen, z. B. die Winterruhe, und etwa auch Cystenruhe der Protozoen einen Ersatz für die Wirkung der Befruchtung zu liefern imstande wären und die Befruchtung somit entbehrlich machen könnten[2]), nicht zu teilen vermag, ist ohne weiteres klar.

Die in neuerer Zeit so zahlreich angestellten und zuletzt namentlich von J. Loeb mit Erfolg durchgeführten Experimente der künstlichen Parthenogenese berühren meine Auffassung von der physiologischen Notwendigkeit der Amphimixis in keiner Weise. Um dies darzutun, muss ich allerdings eine Analyse des Befruchtungsprozesses durchführen, die ich mir bis jetzt erspart habe. — Das periodische Zurückgehen des Metazoons auf den Zustand der Zelle hat ja nur den Zweck, die Amphimixis zu ermöglichen, denn Organismen können sich nur als Zellen mischen (Weismann. Boveri, vgl. oben). Nach der vollendeten Mischung ist das Wiederheraufgehen der Eizelle auf den Zustand des Metazoons — die Ontogenese — eine Notwendigkeit, aber das Wesen der Befruchtung liegt doch darum nicht in der Veranlassung der Entwickelung! Oder, mit Boveri's Worten: „Nicht die Verschmelzung zweier Keimzellen ist eine essentielle Vorbedingung für die Entstehung eines neuen Individuums, sondern umgekehrt, die Entstehung des neuen Individuums aus einer Zelle ist die notwendige Voraussetzung für die Mischung"[3]). Nun wäre es aber ein Unsinn, wenn auch die unbefruchtete Eizelle die Fähigkeit der Entwickelung besäße — ich rede jetzt von der Regel, und nicht von Ausnahmen —, denn dann würde ja jener Vorgang, um dessen Willen allein die Natur das Metazoon auf die Zelle zurückgehen und diese sich mühsam entwickeln lässt, die Amphimixis, wieder leichtfertig preisgegeben![4]). Darum muss Amphimixis und Entwickelungserregung notwendig zusammenfallen, und im Befruchtungsvorgang steckt neben dem wesentlichen Prozess der Keimsubstanzensummierung zugleich der unwesentliche — derjenige der Entwickelungsauslösung[5]). Nun ist es gewiss ein im höchsten

1) C. Nägeli, Die Theorie der Bastardbefruchtung. p. 111.

2) R. Hertwig, Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. p. 34; sowie: Über das Problem der sexuellen Differenzierung. p. 208.

3) Th. Boveri, l. c., Das Problem der Befruchtung. p. 32.

4) A. Weismann, Aufsätze etc. Aufsatz XII, p. 798.

5) R. Hertwig, Eireife und Befruchtung. In: O. Hertwig's Handbuch d. vergl. u. exper. Entwickelungslehre der Wirbeltiere. Jena 1903, p. 497. — E Strasburger hat die beiden Faktoren im Befruchtungsvorgang als „generative" resp. „vegetative" Befruchtung unterschieden. Vgl. E. Strasburger, Einige Bemerkungen zur Frage etc. p. 304. Die generative Befruchtung deckt sich mit dem Weismann'schen Begriff der Amphimixis. Dieser letztere bezieht sich in scharfer

Grade überraschendes Ergebnis, zuerst durch R. Hertwig herbeigeführt, dass die Entwickelungsauslösung auch mit Hilfe von chemischen Agentien erreicht werden kann, und damit eröffnet sich ein weites Feld, um den Charakter des Auslösungsvorgangs bei der Befruchtung weiter zu erkennen. Loeb mag wohl Recht haben, wenn er die auslösende Wirkung des Spermatozoons als eine katalytische bezeichnet, und die Lösung dieses Problems auf rein chemisch-physikalischem Wege erwartet. Aber, und damit soll die Hauptsache ausgedrückt werden, all diese Erkenntnis würde sich nur auf den einen Faktor, den unwesentlichen, der Amphimixis beziehen. Das Wesentliche der Amphimixis bleibt in allen Experimenten über künstliche Parthenogenese von vornherein ausgeschlossen, und darum glaube ich, dass Boveri nur zu bescheiden seiner Meinung in folgenden Worten Ausdruck gegeben hat: „Einstweilen scheint es mir, dass die rein biologische Behandlung des Problems weit mehr leistet als chemisch-physikalische Betrachtungen“ [1]). O. Hertwig schließt seine treffliche Kritik der „chemischen Theorie“ der Befruchtung mit den Worten: „Die Befruchtung ist ein biologischer Vorgang, von dem sich zurzeit nicht erwarten lässt, dass er mit den Denkmitteln und der Experimentierkunst des Chemikers und Physikers sich in einen chemisch-physikalischen Prozess wird auflösen lassen. Sie beruht auf der Verschmelzung zweier Organismen zu einem dritten Organismus [2]).“ Da aber die Erscheinungen der künstlichen Parthenogenese das Wesen der Befruchtung ganz beiseite lassen, so sehe ich nicht ein, in welchem Sinne die experimentellen Ergebnisse gegen eine Deutung der Amphimixis als physiologischer Notwendigkeit ins Feld geführt werden könnten [3]). — Und mit der Forderung, die Amphimixis unter elementare Lebenserscheinungen einzureihen, stehe ich nicht allein da. Es hatte namentlich R. Hertwig die Befruchtung in gleichem Sinne bewertet: „Wenn die Befruchtung ihrem innersten Wesen nach nicht den Zweck hat, die Bildung eines neuen Organismus einzuleiten, wenn diese Entwickelungserregung nur etwas Akzessorisches ist, welches sich sekundär ihr beigesellt hat, worin ist dann die Aufgabe der Befruchtung zu suchen? Ihre Aufgabe muss von fundamentaler Bedeutung sein. Denn seitdem wir aus allen Klassen der Protozoen Befruchtungsvorgänge kennen gelernt

Abgrenzung lediglich auf den einen Faktor der Befruchtung, den wesentlichen, ist somit nicht ein bloßes Fremdwort für „Befruchtung“, wie das manche Forscher irrtümlich meinen.

1) Th. Boveri, l. c., p. 47.

2) O. Hertwig, Kritische Betrachtungen über neuere Erklärungsversuche auf dem Gebiete der Befruchtungslehre. Sitzungsber. der kgl. Preuß. Akademie der Wissenschaften 1905, p. 375. Vgl. auch O. Hertwig, Allgemeine Biologie. p. 343, 344.

3) A. Weismann, Vorträge etc., Bd. I, p. 366.

haben, gewinnt die Anschauung immer mehr an Sicherheit, dass die Befruchtung eine mit dem Wesen der lebenden organischen Substanz notwendig verbundene Erscheinung ist[1]."

Mehr zu denken geben mir höchst eigentümliche und unerwartete Befunde der neuesten Zeit auf dem Gebiete der Konjugation bei niederen Organismen, die Erscheinungen der Autogamie (S. v. Prowazek). Die Autogamie ist, wenn auch nicht zum erstenmal, so doch am genauesten durch R. Hertwig bei *Actinosphaerium Eichhorni* beobachtet worden[2]). Hier sind es, im enzystierten Zustande, zwei Schwesterzellen, direkte Abkömmlinge einer und derselben Mutterzelle, welche, nachdem sie unabhängig voneinander gereift sind, miteinander kopulieren. R. Hertwig bezeichnet diesen Vorgang als extremste Inzucht, denn, es wird ja hier, allen unseren altgewohnten Erfahrungen zum Trotz, die für die Befruchtung notwendige Zweizahl der Individuen erst innerhalb eines einzigen Individuums geschaffen. Vor Hertwig sprach De Bary in seinen Desmidiaceenstudien die Wahrscheinlichkeit aus, dass zur Konjugation entweder Schwesterzellen oder nahe verwandte Zellen zusammentreten[3]). Karsten hatte während der Auxosporenbildung bei *Achnanthes subsessilis* beobachtet, dass ein einzelnes Mutterindividuum zwei untereinander kopulierende Tochterzellen liefert, und bei der Gattung *Synedra* kommt es nicht einmal zu einer Teilung der Zelle, nur der Kern teilt sich und die beiden Teilungsprodukte verschmelzen wieder miteinander[4]). Seit Hertwig haben über Autogamie berichtet: Schaudinn bei *Entamoeba coli*, W. Löwenthal bei *Basidiobolus*, Prowazek bei *Plasmodiophora* und einigen parasitischen Flagellaten[5]).

Ich gebe unumwunden zu, dass, falls die Vorgänge der Autogamie sich als normal und physiologisch erweisen sollten, daraus meinen theoretischen Deutungen die größten Schwierigkeiten erwachsen. Und zwar nicht nur meine Auffassung wäre damit betroffen, sondern auch die althergebrachten Vorstellungen anderer Autoren. Die angeführten Beobachtungen neueren Datums sind an sich nicht zu bezweifeln; die Frage kann nur sein, ob die Autogamie ausschließliche Form der Amphimixis bei den genannten niederen

---

1) R. Hertwig, Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. p. 61 u. 62.

2) R. Hertwig, Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium Eichhorni*. Abhandl. der math.-phys. Klasse der kgl. bayer. Akademie der Wissenschaften, Bd. 19, 1899.

3) A. De Bary, Untersuchungen über die Familie der Konjugaten. Leipzig 1858, p. 48.

4) G. Karsten, Untersuchungen über Diatomeen, II. Flora, Bd. 83, 1897, p. 50, 51, 52.

5) Zitiert nach S. Prowazek, l. c., p. 15, 16. Die Autogamie bei *Bacillus bütschlii* Schaudinn dürfte noch nicht über jeden Zweifel erhaben sein. Analoges Verhalten wie *Bacillus bütschlii* sollen nach Bozzi einige Arten der Gattung *Anabaena* (Cyanophyceen) zeigen (zitiert nach Möbius, l. c. p. 169).

Lebewesen ist. — Im Entwickelungszyklus von *Bodo lacertae* Grassi, eines parasitischen Flagellaten, kommt nach Prowazek Autogamie neben der normalen Konjugation nicht verwandter Individuen, oder Heterogamie, vor[1]). Bei *Plasmodiophora brassicae* treten nach demselben Autor Plasmodienverschmelzungen auf[2]). R. Hertwig weist auf die Möglichkeit hin, dass „Aktinosphärien, welche sich enzystieren, vielleicht schon Wochen vorher mit anderen Aktinosphärien in Plastogamie gestanden haben und dass dabei eine Vermengung der Kerne eingetreten ist[3]). In einem Referat über Hertwig's Arbeit spricht Schaudinn folgende Vermutung aus: da Plastogamie sich bei *Actinosphaerium* häufig findet und da höchstwahrscheinlich bei Beginn der Enzystierung Kernverschmelzungen vorkommen, so wäre es möglich, dass die verschmolzenen Kerne von verschiedenen Individuen stammen, und dann wäre die Trennung und Wiedervereinigung der Kerne nach Abstoßung der Richtungskörper als nachträgliche Reduktion der vorher gleichsam nur provisorisch vereinigten Idioplasmen aufzufassen sein[4]). R. Hertwig hält diesen Einwurf für beachtenswert. Eine Stütze für die Vermutung Schaudinn's sieht Hertwig in der Beobachtung Chmielewski's, wonach bei der Konjugation von *Spirogyra* die Kerne der beiden kopulierenden Zellen zu einem Kern verschmelzen, der sich darauf zweimal teilt; von den vier so gebildeten Kernen verschmelzen zwei dauernd, die zwei anderen gehen zugrunde und werden von Chmielewski als Richtungskerne aufgefasst[5]). „Für uns würde nur wichtig sein, dass im Lauf der Befruchtung eine zweimalige Kernverschmelzung vorkommen kann, von denen die eine vor, die andere nach der Richtungskörperbildung eintreten würde. Genau so würde die Befruchtung bei *Actinosphaerium* verlaufen, wenn die Vermutung Schaudinn's richtig wäre[6])." Somit ist wohl über die Autogamie bei *Actinosphaerium* noch nicht das letzte Wort gefallen. — Es ist gewiss bezeichnend, wenn einer der besten Kenner der niederen Algen, H. Klebahn, die von De Bary beschriebene Autogamie der Desmidiaceen in Zweifel zieht und eine gründliche Nachuntersuchung als nötig hinstellt[7]). An einen speziellen Fall anknüpfend bemerkt Klebahn: es wäre „durch nichts bewiesen, dass die sich zuerst zusammenlegenden Closterien Schwesterzellen

1) S. Prowazek, l. c., p. 25—32.

2) S. Prowazek, Über den Erreger der Kohlhernie *Plasmodiophora brassicae* etc. Arbeiten aus dem kais. Gesundheitsamte, Bd. 22, 1905, p. 403.

3) R. Hertwig, l. c., p. 725.

4) Fr. Schaudinn, Referat im Zoolog. Centralblatt, Jahrg. V, 1898, p. 395, Fußnote.

5) Angeführt nach R. Hertwig, l. c., p. 725.

6) Ebenda.

7) H. Klebahn, Studien über Zygoten, I. Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 22, 1891, p. 440.

sind“[1]). Auch Oltmann's gelangt zum folgenden Schluss: „somit wäre De Bary's Annahme nicht notwendig, nach welcher sehr häufig Schwesterzellen miteinander kopulieren[2]).“

Es dürfte kaum als gesichert betrachtet werden, dass es niedere Organismen geben sollte, in deren Entwickelungszyklus ausschließlich Autogamie vorkäme. Vielleicht wird auch in der Autogamie ein Prozess wesentlich vegetativen Charakters erkannt werden, der mit Amphimixis nichts zu tun hat. Ich erinnere an die Erscheinung der Autosynthesis des Karyosoms (S. v. Prowazek), eines Bestandteiles des Kernes der Trypanosomen. Die Autosynthesis des Karyosoms im Kern entspricht vollkommen der Autogamie des Kernes in der Zelle: das Karyosom teilt sich in zwei, jedes der Teilstücke erleidet noch eine Teilung, woraus im ganzen vier Teilprodukte resultieren; zwei davon verschmelzen miteinander, die beiden anderen unterliegen offenbar einer Resorption[3]). Der eigentümliche Vorgang wird von Prowazek als eine Korrektur aufgefasst. Prowazek fügt hinzu: „Der ganze Prozess hat wohl die Bedeutung einer physiologischen Regulation und dürfte mit geschlechtlichen Vorgängen, wie ich anfangs meinte, nichts zu tun haben[4]).“ Und dazu wird ja das Karyosom von Schaudinn und Prowazek als ein „gleichsam eingeschachtelter Kern“ aufgefasst. so wie der zweite Kern der Trypanosomenzelle, der Blepharoblast. ein abgespaltener Kern ist[5]). — Ist denn unter solchen Umständen von der Deutung der Autosynthesis des Karyosoms als vegetativen Vorgang zur analogen Auslegung der Autogamie ein weiter Schritt zu machen?

Nicht unterlassen möchte ich, auch auf die vegetativen Kernverschmelzungen bei den Pflanzen hinzuweisen: so auf die Vereinigung der beiden primären Endospermkerne des Embryosackes zu einem sekundären Embryosackkern, auf die Kopulation der zwei Kerne in den Basidien der Basidiomyceten, namentlich auf eine solche der „konjugaten“ Kerne der Uredineen[6]), die alle nicht als Befruchtung aufgefasst werden. In bezug auf den letztgenannten Fall bemerkt Strasburger: „man kann daher geneigt sein, den Schwerpunkt der Verschmelzung hier in die Stärkung der ernährungsphysiologischen Funktionen dieser Kerne zu verlegen[7]).“

So muss noch die Zukunft lehren, ob die extreme Inzucht, die bei

1) Ebenda, Fußnote.

2) Fr. Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen, Bd. I, Jena 1904, p. 85.

3) S. Prowazek, Studien über Säugetiertrypanosomen, I. Arbeiten aus dem kaiserl. Gesundheitsamte, Bd. 22, 1904, p. 361, 362, 384, 385.

4) Ebenda, p. 362.

5) Ebenda, p. 362.

6) G. Poirault und M. Raciborski, Über konjugate Kerne und die konjugate Kernteilung. Biol. Centralbl. Bd. 16, 1896.

7) Zitiert nach Poirault und Raciborski, l. c., p. 29.

höheren Organismen mit allen erdenklichen Mitteln von der Natur verhindert wird, bei manchen niederen Lebewesen als Regel zu gelten hätte.

Nun komme ich zu einer Schlussbetrachtung, die sich auf dem Vorausgegangenen aufbaut. Ich war bestrebt, die Amphimixis als eine primäre, notwendige Lebenserscheinung abzuleiten und habe nur flüchtig ihre Nützlichkeit gestreift. Diese Frage mag jetzt nachgeholt werden. Denn so gut wie wir etwa beim Atmungsprozess die oxydative Zersetzung als primäre Lebenserscheinung erkennen, zugleich aber den Effekt derselben für die Ökonomie des Organismus, das Freiwerden von Spannkräften, in Erwägung ziehen, gerade so können und müssen wir nach der Bedeutung der Amphimixis im Haushalt des Gesamtlebens fragen.

Die Lebewesen haben auf unserer Erde eine allgemeine Funktion zu verrichten. Dieser Satz soll hier unter Ausschließung der geistigen Vorgänge, somit nur innerhalb des naturwissenschaftlich erkennbaren Gebiets seine Geltung haben. Für die nachfolgende Darstellung wäre es prinzipiell gleichgültig, wie man sich diese Funktion des näheren vorzustellen hätte und es ließen sich, unbeschadet für die weitere Deduktion, recht verschiedene Erscheinungskomplexe als allgemeine Funktion deuten. Darum erwähne ich, gleichsam nur in Paranthesen, was meine Auffassung in dieser Beziehung ist: die Organismen haben durch ihre Stoffwechseltätigkeit die energetischen Gleichgewichtszustände innerhalb eines äußerst komplizierten Systems von Stoffen, im wesentlichen nach den Gesetzen des dynamischen Gleichgewichts, zu regulieren[1]). Doch das nur nebenbei! Eine Funktion ist da und sie muss da sein. Nun fällt die Lebensfunktion innerhalb eines hypothetischen Urplasmasystems von selbst in allen, auch noch so entlegenen Teilen einheitlich aus, da die Teile ja miteinander in unmittelbarer und dauernder Kontinuität stehen. Die Einheit der Funktion ist conditio sine qua non jeder weiteren gedeihlichen Entwickelung des Lebens. Aber im Interesse der Intensität des Stoffwechsels tritt die Individualisation auf, — denken wir uns etwa eine primitive Welt von Einzelligen, ohne Scheidung in Arten. Es ist nicht ohne weiteres selbstverständlich, dass eine Summe von Individuen als Resultante ihrer Funktionen eine einheitliche Funktion hervorbringen. Im Gegenteil! Sofern die Individuen getrennt bleiben, und das ist ja ihr Charakteristikum, bietet sich immer und immer die Möglichkeit, ja Notwendigkeit, dass durch kleine lokale Abweichungen in den äußeren Bedingungen „exzessive Varianten“ entstehen, die allein Ausdruck der Rückwirkung der

---

1) Vgl. dazu auch W. Ostwald, Vorlesungen über Naturphilosophie. Leipzig 1902, p. 314; ferner W. Nernst, Theoretische Chemie. Stuttgart 1893, p. 344, 345.

nächsten Umgebungssphäre sind und die von den Forderungen einer auf die Dauer einheitlichen Funktion abweichen. Da nun weiter die Nachkommenschaft in Form von immer getrennt bleibenden, wenn auch sich dichotomisch verzweigenden Linien wächst, die Asexualität wäre ja bis jetzt Voraussetzung, so bleiben die exzessiven Varianten nicht nur erhalten, sondern sie steigern sich im Lauf der Generationen. Die Individuen stehen jedesmal lediglich mit einer beschränkten Sphäre der Außenwelt in Fühlung, gleichviel, ob sie mehr oder weniger beweglich sind, und nicht mit dem ausgedehnten Bezirk, innerhalb dessen die Summe des Lebens eine einheitliche Funktion zu verrichten hat. Wie kann die Funktion des Einzelnen in das Ganze hineinpassen, wenn sie eben Ausfluss von speziellen Bedingungen ist, wenn jedes Individuum gleichsam auf eigene Hand arbeitet, ohne Fühlung mit dem Ganzen. Hier liegt nun die Bedeutung der Amphimixis. Nur dadurch, dass die Keimsubstanzen verschiedenster Individuen aus nah und fern summiert werden, vermag aus dem so entstandenen Urplasma im Miniaturbild ein Individuum herauszuwachsen, das gleichsam von den zufälligen lokalen Beeinflussungen abstrahiert und die Interessen der Allgemeinheit vertritt. Nur dadurch, dass jedes Individuum im Ganzen wurzelt, passt es wiederum funktionell in das Ganze hinein. Und in diesem Sinne bezweckt die Amphimixis aus einer Summe von zerstreuten Partialfunktionen der Individuen eine einheitliche Gesamtfunktion der Art zu gewinnen[1]). — So würde auch durch beliebiges Zusammenspielen aller Orchesterstimmen unmöglich eine Symphonie erklingen; erst dadurch, dass jede Stimme im Ganzen — in der Partitur — ihren Ursprung hat, fließt sie geordnet zu einer einheitlichen Harmonienfolge, zum Ganzen zusammen.

Ich bin überzeugt, dass die lokalen Bedingungen nicht allein für das Erscheinen exzessiver Varianten verantwortlich zu machen sind. Sonst könnten vielleicht durch eine intensive und unumschränkte Migrationsfähigkeit, die wir freilich aus der Natur nicht

1) Ich verweise auf die Verwandtschaft der obigen Auffassung mit Nägeli's Ansicht (angeführt oben). Auch kann ich mir nicht versagen, aus Spencer folgende Stelle zu zitieren: „Wenn eine Spezies komplizierte und wechselnde Lebensbedingungen besitzt, so müssen auch ihre einzelnen Glieder jeweils etwas verschiedenen Gruppen von Bedingungen ausgesetzt sein: die Aggregate von einwirkenden Kräften können unmöglich für alle über einen großen Raum zerstreuten Individuen die gleichen sein. Da nun funktionelle Abweichung stets irgendeine Strukturabweichung im Gefolge haben muss, so strebt jedes Individuum innerhalb des von der Spezies eingenommenen Raumes sich den besonderen Gewohnheiten anzupassen, welche seine besonderen Bedingungen nötig machen, und in gewisser Weise zugleich ungeeignet zu werden für die große Menge der durchschnittlichen Gewohnheiten, welche der Spezies eigentümlich sind. Allein diese unzulässigen Spezialisierungen werden beständig durch die Gamogenesis wieder zurückgewiesen" (H. Spencer, l. c., p. 309). Vgl. ferner M. Kassowitz, Allgem. Biologie, Bd. II, Wien 1899, p. 247.

kennen, die Individuen den Wirkungen lokaler Machtsphären entrissen werden. Für mich ist eben das Getrenntsein, das Individuumsein etwas Sekundäres, und ein Individuum trägt schon dadurch allein, dass es auf sich selbst angewiesen ist, Keime einer exzessiven Entwickelung in sich.

Diese allgemeine Bedeutung musste die Amphimixis schon für die ersten Individualitäten — etwa monerenartige Wesen — haben, und die gleiche hohe Bedeutung kommt ihr heute innerhalb der Grenzen einer Art zu. Und zwar wirkt sie nicht nur im konservierenden Sinne, die Konstanz der Art erhaltend, sondern es werden auch Variationen, welche dauernd die Art umprägen sollen, einheitlich, falls nicht in allen, so doch in überwiegender Mehrzahl der Artvertreter wachgerufen. — Hier drängen sich viele Fragen von großer Tragweite auf, indes muss ich mich mit der obigen Andeutung begnügen.

Klar ergeben sich übrigens nach den entwickelten Anschauungen die schädlichen Folgen der Inzucht. Denn durch Amphimixis soll ja das Ganze im Miniaturbild geschaffen werden und dies ist unerreichbar, sofern die Mischung längere Zeit hindurch innerhalb von Blutsverwandten, also im Teil des Ganzen sich abspielt.

Was ich mit dem Nutzen der Amphimixis für die Art meine, wird in seiner Vielseitigkeit am besten durch Vergleich mit einem Staatswesen des Menschen verdeutlicht, und zwar namentlich mit einem solchen vor mehreren Jahrhunderten, wo die Verhältnisse einfacher als heute waren. Ich erlaube mir darum den Vergleich genauer durchzuführen. Die gedeihliche Entwickelung einer ausgedehnten Talschaft, z. B. des Landes Uri in der alten schweizerischen Eidgenossenschaft vergleiche ich mit dem Leben einer Art. Die Talschaft besteht wie die Art aus Individuen, und zwar aus solchen, die unter den verschiedensten Bedingungen leben: an unwirtlicher Berghöhe, im üppigen Tal, am fischreichen See und dazwischen alle möglichen Übergänge. Nun könnte das Land als Ganzes unmöglich gedeihen, wenn jeder nur seine nächsten Interessensphären im Auge gehabt hätte und lediglich danach handelte: ein mutwillig abgeholzter Bergwald würde die Weiler des Tales den Lawinen preisgeben, ein eigensinnig abgelenkter Bach Verheerungen einrichten, die Alpenweiden würden in wilder Wirtschaft an Ertragsfähigkeit abnehmen, das Durchführen einheitlicher Straßen wäre unmöglich u. s. w. und nicht anders würde es sich mit Beziehungen des Landes in politischer und kirchlicher Hinsicht verhalten. Das Wohl der Talschaft liegt den Landleuten am Herz, und so strömen sie jährlich einmal, alle Männer in Ehr und Wehr, vom vierzehnjährigen bis zum Greis, von Berg und Tal in Tausenden zu einer Landsgemeinde zusammen. Hier, in engster gegenseitiger Fühlung, werden die Interessen des Landes erwogen und erkannt,

und daraus Gesetze für das Verhalten des Einzelnen abgeleitet. Und nur dadurch eben, dass im weiteren täglichen Leben das Walten und Schaffen des Einzelnen aus den Interessen der Gesamtheit entspringt, nur dadurch kann sich das emsige Treiben des Volkes zu einem harmonischen Ganzen summieren und so das ruhige Gedeihen der Talschaft bedingen. — Wie steht es nun mit unserer biologischen Art? Hier können die Individuen nicht alle auf einmal sich aneinanderlegen, gleichsam eine Landsgemeinde bilden, es liegt ja im Begriff des Individuums, dass es selbständig seine Wege gehen soll, und das bietet ihm bedeutende Vorteile; ein solches allgemeines Zusammentreten wäre ein Ding der Unmöglichkeit. Die Natur muss nach einem anderen, komplizierteren Ausweg suchen, und dieser bietet sich allein in der Amphimixis. Es besitzt ein jedes Individuum seine eigene Landesgemeinde im Miniaturbild und diese wird nach jeder Befruchtung in Aktivität versetzt. Und so entspringt die Funktion des einzelnen Individuums jedesmal aus den Interessen der Gesamtheit und fügt sich auch darum in die Gesamtheit ein. — Ich denke, jetzt kann ich wohl nicht missverstanden werden.

Es mag mir hier eingewendet werden, ein Aufbau des Ganzen im Miniaturbild durch Amphimixis kann erst in der Folge vieler Generationen geschehen und darum könnte das erste Auftreten der Amphimixis nicht die von mir geforderten Vorteile bieten. Allein, je näher die Individuen dem Zustand des Urplasmas waren, desto geringer war, ich möchte so sagen, die exzessive Spezialisierung, welche eben die Folge langdauernder Individualisation ist. Eben durch Teilung aus einem Ganzen entstanden, war jedes Individuum beinahe ein Abbild des Ganzen, und schon durch Vermischung nur weniger Keimsubstanzen war das Angestrebte erreicht. Erst mit der Zeit wächst in steter Progression das Bedürfnis nach einer möglichst allseitigen Kontinuität und dieses Bedürfnis wird auch befriedigt.

Ich möchte einen besonderen Vorzug meiner Deutungen darin erblicken, dass der Nutzen, welchen die Amphimixis den Lebewesen von heute bietet, auch zugleich der Grund war, warum sie überhaupt zum erstenmal eingegriffen hat, dass die Tätigkeit der Amphimixis in der gesamten Phylogenese eine kontinuierliche und unabänderliche bleibt. Und in diesem Sinne, muss ich gestehen, finde ich wenig Befriedigung, wenn bei Weismann und Boveri die Möglichkeit eines gegenteiligen Verhaltens betont wird. So sagt Weismann von der ursprünglichen Bedeutung der Amphimixis: „es wäre ja a priori wohl möglich, dass diese eine andere gewesen, als sie es bei den relativ höheren Organismen heute ist, dass also ein Funktionswechsel allmählich eingetreten ist[1]),“ und bei Boveri

1) A. Weismann, Vorträge etc. Bd. II, p. 239.

lese ich: „Auch ist zu beachten, dass das ursprüngliche Motiv, welches zwei einzellige Wesen zu einer Verschmelzung ihrer Protoplasmaleiber gebracht hat, wohl kaum das gleiche war, wie dasjenige, welches zur Beibehaltung und weiteren Ausbildung dieser periodischen Zellenvereinigung bis herauf zu den höchsten Organismen geführt hat[1])."

Im gewissen Sinne deckt sich die hier entwickelte Bedeutung der Amphimixis mit den Anschauungen Darwin's, Nägeli's, Spencer's, Hatschek's, Strasburger's, O. Hertwig's und Kassowitz im gleichen Gegenstand. Doch glaube ich, dass die Auslegung des Nutzens der Amphimixis bei mir eine allgemeinere Form angenommen hat und zudem scheint mir die zugehörige Begründung originell zu sein. Weiter habe ich den Eindruck, dass die neueren, empirisch begründeten Theorien R. Hertwig's über das Wesen der Befruchtung den von mir eingenommenen allgemeinen Standpunkt durchaus nicht ausschließen.

Dass ich den neuerdings von Schaudinn aufgenommenen Dualismus — das Vorhandensein eines primären männlichen und weiblichen Extrems, welche durch Befruchtung ausgeglichen werden[2]) — nicht annehme und in dieser Frage den von Weismann, R. Hertwig und Boveri entwickelten Standpunkt vertrete, ergibt sich von selbst aus den vorhergehenden Betrachtungen.

Als das wesentliche Resultat obiger Auseinandersetzung bietet sich die Erkenntnis, dass dem Individuum als solchem kein völlig selbständiges Leben zukommt, dass vielmehr nur unter nie aufhörender Kontinuität aller Vertreter der Art das Leben auf die Dauer möglich ist. War auch indessen diese Kontinuität auf den niedrigsten Stufen des Lebens in direktem Zusammenhang der Plasmateile innerhalb weiter Grenzen, als auf dem Zustand der Panmixis, von selbst gegeben, so konnte die Natur nach der Sonderung von selbständigen vegetativen Einheiten, der Individuen, ihr vereinendes Bestreben nur durch periodische Amphimixis erreichen, indem jedes Individuum auf der sich stetig erneuernden und ausdehnenden Kontinuität der Keimsubstanzen, d. h. materieller Träger von Vererbungspotenzen aufgebaut wird. Auf diese Weise, für unser Auge unsichtbar, wird der notwendige Zusammenhang bewahrt. — So gewinnt das Individuum einen sekundären Charakter, primär und wesentlich ist das allen Individuen gemeinsame, das, was sie alle verbindet, gleichsam ein Urplasma der Art.

Ist diese Erkenntnis neu? Ich glaube nicht, obschon der entwickelte Gedankengang von mir durchaus selbständig konzipiert

---

1) Th. Boveri, l. c., p. 36.

2) Schaudinn, Neuere Forschungen etc. p. 33, 34.

worden ist, und zwar, was ich betont wissen möchte, in seiner Grundlage zunächst gänzlich unabhängig vom Sexualitätsproblem. Wenn ich aber das Erreichte als nicht neu bezeichne, so meine ich damit nur die allgemeine Basis des deduzierten theoretischen Aufbaus. Die konsequente Durchführung des Grundgedankens und seine Anwendung auf das Problem der geschlechtlichen Zeugung scheint mir keine Vorgänger zu besitzen. Verwandte Gedankengänge finde ich bei Plato, Schopenhauer und Liebmann. Damit erhebe ich aber keineswegs den Anspruch, die Geschichte der Biologie und Philosophie auch nur im entfernten Grade erschöpfend zu überblicken.

Eine Verwandtschaft mit Platon's Ideenlehre lässt sich nicht leugnen, und namentlich hatte Schopenhauer die platonischen Ideen auf die Fragen des Gattungslebens und der Geschlechtsliebe anzuwenden gewusst. Bekanntlich besteht die Ideenlehre „in einem transzendenten Realismus der reinen Form, welcher nur in dem bleibenden oder stets wiederkehrenden Gattungstypus der Dinge, nicht in dem flüchtigen ephemeren Dasein der im Strome des Geschehens zeitlich entstehenden und wieder verschwindenden Individuen ein wahrhaft Seiendes zu erkennen vermag“ [1]). Die platonischen Ideen sind „Arten oder Gattungen, kurz Allgemeinheiten“ (J. E. Erdmann), sie sind dasjenige, was verbleibt, wenn man in einer Mannigfaltigkeit von Individuen die individuellen Unterschiede abzieht. Ist nicht für mich die Kontinuität der Individuen, das Gemeinsame an ihnen das „wahrhaft Seiende“, im Gegensatz zum Einzelindividuum, weil nur in der Kontinuität der Einzelnen die Selbständigkeit des Lebens gegeben ist? Wird nicht in meinen Deduktionen das Erblicken des Allgemeinen im Einzelnen gelehrt? Freilich Platon's Gattungsidee hat nur transzendente Realität, der Kontinuität der Individuen hingegen kommt empirische Realität zu, darin liegt der Hauptunterschied Plato gegenüber, und der Unterschied wird noch dadurch vergrößert, dass Platon's Ideen sich auch auf anorganische Körper erstrecken, ja sogar auf Artefakte wie Tisch, Bett etc. Es bedarf wohl ferner keines Hinweises darauf, dass für meine Auffassung die in der Kontinuität der Individuen sich ausdrückende Idee den Gesetzen der Evolution unterliegt.

Indes verliert bei Schopenhauer die platonische Idee in Beziehung auf den Gattungs- bezw. Speziesbegriff ihren transzendenten Charakter und nähert sich der positiven Wirklichkeit. Schopenhauer wiederholt oftmals, dass das Individuum nur von sekundärer Natur sei, das Primäre ist einzig in der Spezies (er sagt dafür auch „Gattung“) zu suchen. „Für die individuelle Erkenntnis, also

1) Zitiert aus O. Liebmann, Zur Analysis der Wirklichkeit. III. Auflage. Straßburg 1900. Kapitel: Platonismus und Darwinismus. p. 320.

in der Zeit, stellt die Idee sich dar unter der Form der Spezies; welches die durch Eingehen in die Zeit auseinandergezogene Idee ist. Daher ist also die Spezies die unmittelbarste Objektivation des Dinges an sich, d. i. des Willens zum Leben. Das innerste Wesen jedes Tieres, und auch des Menschen, liegt demgemäß in der Spezies: in dieser also wurzelt der sich so mächtig regende Wille zum Leben, nicht eigentlich im Individuo“ [1]). Und vollends weiß Schopenhauer mit dieser Auffassung die Geschlechtsliebe in Zusammenhang zu bringen; sie ist ihm „Seufzer des Geistes der Gattung“ im Individuum. „Die Gattung allein hat unendliches Leben und ist daher unendlicher Wünsche, unendlicher Befriedigung und unendlicher Schmerzen fähig. Diese aber sind hier in der engen Brust eines Sterblichen eingekerkert: kein Wunder daher, wenn eine solche bersten zu wollen scheint und keinen Ausdruck finden kann für die sie erfüllende Ahndung unendlicher Wonne oder unendlichen Wehes“ [2]). Diesen schönen Satz Schopenhauer's betrachte ich als dichterischen, vorausahnenden Ausdruck meiner oben entwickelten Gedanken. Zur Zeit Schopenhauer's wäre biologische Begründung derselben nicht möglich gewesen.

Zuletzt mag ein Philosoph unserer Zeit, Otto Liebmann, zu Worte kommen. Er fußt zwar stark auf den beiden vorausgenannten, indes neben Abhängigkeit erblicke ich darin Kongenialität. Bei der Besprechung der Permanenz oder Identität des Typus, der Gattungsform (= Gattungsidee) in seinem geistreichen Aufsatz: „Platonismus und Darwinismus“ schließt der Verf. wie folgt: „Denkt man sich daher den zusammenfassenden Überblick eines Zuschauers, dessen Horizont nicht auf die Gegenwart beschränkt, sondern über Vergangenheit und Zukunft des Weltprozesses ausgedehnt ist, so wird ihm der Stammbaum und die Generationsreihe einer homogenen Klasse von Organismen sich darstellen wie eine einzige, zeitlich distrahierte Gattungsidee, zu der die einzelnen individuellen Glieder des Stammbaums sich verhalten, wie vergängliche Kopien zu einem konstanten Urbild . . . — Da wären wir denn glücklich wieder beim Platonismus angelangt! Und weil nun der Kitt, der die räumlich-zeitliche Vielheit eines Stammbaums gleichförmiger Organismen zusammenhält, nichts anderes ist als der Prozess der Zeugung, in welchem die Gattungsidee sich zu konzentrieren und mit aller ihrer Kraft zu wirken scheint, so beweist es tiefen Einblick, dass Platon die geschlechtliche Liebe als etwas Göttliches, Erzeugung und Empfängnis als das Unsterbliche im sterblichen Leben bezeichnet [3]).“ — Passt nicht meine Vorstellung in dieses, für den Biologen freilich etwas unbestimmt gezeichnetes Bild, wenn

1) A. Schopenhauer, l. c., Bd. II, p. 554.
2) A. Schopenhauer, l. c., Bd. II, p. 632.
3) O. Liebmann, l. c., p. 332, 333.

auch die Übereinstimmung nur eine entfernte und nicht in jeder Hinsicht streng durchzuführende ist.

Aus dem Lager der Biologen möchte ich mich auf K. Fr. Burdach berufen. Freilich fasst er die „Liebe" in sehr weitem Sinne auf, so dass auch chemische Verwandtschaft der anorganischen Stoffe darin Berücksichtigung findet. Dessen ungeachtet bleibt den Ausführungen Burdach's ein hoher Wert erhalten. „Die Liebe ist das Gefühl der Einheit in dem Getrennten[1])." „Das Einzelwesen muss die Schranken seiner Besonderheit schmerzlich fühlen und eine Befriedigung suchen, die es nicht in sich selbst findet, sondern nur im Unendlichen ... Die Unvollkommenheit besteht darin, dass jede Einzelheit bloß eine bestimmte Richtung des allgemeinen Seins ausdrückt und nicht umfassend ist; dass sie nur bestimmte Kräfte besitzt und der übrigen ermangelt. Da nun aber das allgemeine Sein nur allseitig in die Mannigfaltigkeit der verschiedenen Einzelheiten sich entwickeln kann, so muss die Richtung oder die Kraft, welche der einen Individualität abgeht, in der anderen sich finden. Beide verhalten sich demnach als die einander ergänzenden Bruchstücke einer und derselben Wesenheit, als die verschiedenen, getrennten Richtungen eines ursprünglich ungeteilten Seins: indem jedes, für sich unvollständig, dasjenige besitzt, was dem anderen mangelt, wird ihre Vereinigung ein Abbild des Ganzen, Einigen, Vollendeten. So entsteht die Liebe zu anderen Individuen" ...[2]). „Die Liebe überhaupt beruht also auf dem ursprünglichen Einssein des Mannigfaltigen[3])." „Aus einem Urquell dringt alles Leben hervor; es erfreut sich der Mannigfaltigkeit und strömt in tausend und abermal tausend verschiedenen Richtungen daher. Doch was ursprünglich eins war, soll auch wieder eins werden, trotz der Getrenntheit in der äußeren Erscheinung; und die Liebe ist dies vereinende Band, welches im niederen Leben herrscht, ohne erkannt zu werden, und noch mit dem Triebe der Selbsterhaltung verschmolzen ist, um in der Menschenseele erst seinen wahren Sinn völlig zu offenbaren[4])." — Sind nicht in den obigen Zitaten

---

1) K. Fr. Burdach, Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft. Bd. I, Leipzig 1835, p. 434.

2) Ebenda, p. 432, 433.

3) Ebenda, p. 432, 438.

4) Ebenda, p. 442. — Der zuletzt zitierte Satz findet sich freilich bei Burdach in einem anderen Zusammenhang, als das der Leser vielleicht aus meiner Zusammenstellung der Zitate entnehmen könnte; er ist nämlich in eine Betrachtung über Befruchtung der Pflanzen durch Insekten eingeflochten, und unmittelbar somit durch die „Liebe" zwischen Pflanze und Insekt veranlasst. Es ist aber bezeichnend für Burdach's Schreibweise, dass vielfach mitten in einer speziellen Darstellung, gleichsam im übersprudelnden Gedenkenflug, ein Satz hervorleuchtet, der sich nicht an das unmittelbar Diskutierte bezieht, sondern, für den Leser unerwartet, das ganze Problem von einem oberen Gesichtspunkt aus umfasst. Und so kann mir nicht

Gedanken von bleibender Bedeutung eingestreut, Gedanken, die von tiefgehendem Geist erzeugt, in der Zukunft fortwirken werden?

Beiläufig sei darauf hingewiesen, dass der sich etwa aufdrängende Vergleich mit der bekannten Vorstellung, welche Aristophanes in Platon's Gastmahl vom Wesen des Eros entwickelt, nicht auf den Kernpunkt des von mir vertretenen Standpunktes passt, wie das weiter nicht ausgeführt zu werden braucht. Und wenn auch Burdach die platonische Allegorie eingehender bespricht[1]), so ist aus den übrigen Äußerungen dieses Physiologen sicher zu entnehmen, dass ihn die Vorstellung von dem bloßen sich Suchen und Finden zweier Spalthälften des Menschen nicht zu befriedigen vermag.

Es ergibt sich von selbst, dass mit dem gewonnenen Gesichtspunkt eine von der hergebrachten abweichende physiologische Bewertung des Individuums auf der einen, des Lebensvorgangs auf der anderen Seite verknüpft ist. „Unter pflanzlichem und tierischem Individuum versteht man in physiologischer Hinsicht eine Lebenseinheit, die nach außen abgegrenzt, sich selbst zu erhalten imstande ist, weil sie mit den Grundfunktionen des Lebens ausgerüstet ist, mit der Funktion, sich zu ernähren und zu wachsen, sich fortzupflanzen, gegen Reize der Außenwelt irritabel zu sein und auf sie in verschiedener Art zu reagieren[2])." In diesen Worten O. Hertwig's dürfte eine objektive Darstellung der heute verbreiteten Bewertung des Individuums gegeben sein. So wäre das Leben an selbständige Träger, die Individuen, gebunden, diese sind „Naturkörper, welche sich aus in ihnen liegenden Ursachen verändern" oder auch sich unverändert zu erhalten vermögen[3]), in einem Individuum steckt potentia schon das ganze Lebensrätsel, und eine Vielheit der Individuen, eine Gemeinschaft, wäre lediglich ein Multiplum des Einzelnen[4]). Dass ein Individuum sich „geschlechtlich fortpflanze", das ändere ja die Sachlage nicht: „die Fortpflanzung ist weiter nichts als ein Ersetzen des alten Individuums durch neue[5]);" „für die Beschaffenheit des neuen Individuums ist es ebenso gleichgültig, ob es aus einer einzelnen Schwärmspore oder aus einer Zygospore entstanden ist, wie es für die Mutterpflanze gleichgültig ist, ob die

---

etwa der Vorwurf erhoben werden, durch unzusammenhängende Zitate beim Lesen einen anderen Eindruck als den, welchen der zitierte Autor beabsichtigt hatte, hervorrufen zu wollen.

1) Ebenda, p. 433, 434.

2) O. Hertwig, Allgemeine Biologie. Jena 1906, p. 371.

3) W. Roux, Die Entwickelungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Vorträge und Aufsätze etc. Heft I, Leipzig 1905, p. 107.

4) In diesem Sinne arbeitet z. B. tatsächlich die Selektionstheorie.

5) M. Möbius, l. c., p. 7.

von ihr erzeugten Schwärmer kopulieren oder nicht“ [1]). Gerade nun gegen diese Gleichstellung der „geschlechtlichen Fortpflanzung“ unter anderen Lebensfunktionen möchte ich meine Stimme nachdrücklich erheben. Die Ernährung, Bewegung, Reizreaktionen können und müssen am Individuum studiert werden. Die Gesamtheit des Lebensvorgangs kann aber an einem Einzelnen nicht erkannt werden, weil Leben untrennbar an die Kontinuität der Individuen verkettet ist. Darum werden wir auch niemals imstande sein, das Wesentliche des Lebensprozesses in die starre Form des Experiments zu bringen. Wie sollten wir es fassen? Was uns in den Händen bleibt, ist Fragment, und dieses Fragment steht eben nicht im einfachen quantitativen Verhältnis zum Ganzen. Dem Strom des Lebens stehen wir gegenüber wie eine Ameise etwa dem mächtigen Toben und Brausen des Schaffhauser Rheinfalls gegenübersteht; ein einziges Wasserteilchen kann sie vielleicht erhaschen, was bleibt aber in dem Tröpfchen von dem grandiosen Wasserfall übrig? Das qualitative Verhältnis des Fragments zum Ganzen wird durch Amphimixis bewerkstelligt, sie ist es, die erhält und erneuert den Zusammenhang des scheinbar Getrennten, wenn sie auch zwar nur auf wenige Augenblicke im langen vegetativen Leben beschränkt bleibt; daher ihre potenzierte, von den übrigen Funktionen her unbekannte grenzenlose Macht — daher übrigens auch das Verkennen des wirklichen Sachverhalts. Befruchtung ist als „mictische“ Funktion allen übrigen Funktionen, als „vegetativen“ entgegenzusetzen. Unter die letztgenannte Kategorie fallen demgemäß auch die Erscheinungen der vegetativen Fortpflanzung, gleichviel ob dieselbe durch Einzelzellen (Sporen), oder durch Knospen etc. bewerkstelligt wird (ausgenommen die sekundäre Rückbildung der Sexualität = Parthenogenese) [2]). Wenn auch die scharfe Trennung der gekennzeichneten

1) Möbius, l. c., p. 8 u. 9, vgl. auch p. 21, 22.

2) Über gegenteilige Systematisierung der verschiedenen Fortpflanzungsarten vgl. M. Möbius, G. Klebs und M. Hartmann. Möbius unterscheidet die Fortpflanzung durch Knospen und Keime; ob die Vermehrung durch Keime geschlechtlich oder ungeschlechtlich erfolgt, ist diesem Autor Nebensache (M. Möbius, l. c., p. 8, 9). Auch Klebs schließt sich Möbius an, indem der Gegensatz zwischen sexueller und asexueller Fortpflanzung bei ihm in den Hintergrund tritt. Hauptsache liegt in dem „Nachweis des physiologischen Gegensatzes, der zwischen Wachstum und typischer Fortpflanzung besteht; von ihm muss man für alles weitere ausgehen“ (G. Klebs, Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze, p. 183). Hartmann stellt die Zytogonie der vegetativen Propagation entgegen; die Zytogonie tritt in zwei Formen auf: als Agamo- und Gamogonie (M. Hartmann, Die Fortpflanzungsweisen der Organismen etc., Biol. Centralbl., Bd. XXIV, 1904, p. 27). R. Hertwig betont, in seiner eingehenden Besprechung des Gegenstandes, die isolierte Stellung der Sexualität, die „ihrem Wesen nach nichts mit der Fortpflanzung zu tun“ hat; indes vermeidet dieser Autor aus dem genannten Satze die letzte Konsequenz zu ziehen (R. Hertwig, Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung? p. 10).

Funktionen bei den Infusorien etwa deutlich zum Vorschein kommt, so wird sie verwischt bei höheren Pflanzen und Tieren dadurch, dass Amphimixis mit der Fortpflanzung notwendig kombiniert bleiben muss. Es ist nur von sekundärem Charakter an der Befruchtung, dass sie gleichsam durch die enge Pforte der Keimzelle hindurch muss. Darum ist das Wesen der Befruchtung kein zytologisches Problem, sondern ein Problem der Lebensgemeinschaft. Wenn die Physiologie die Erkenntnis des Lebens anstrebt, so muss sie die Funktion der Amphimixis immer im Auge behalten: ein Individuum — ist kein volles Leben. — Nach alledem bleibt es mir unbegreiflich, wie in einem modernen Lehrbuch der Physiologie folgendes verkündet werden kann: „Ein letzter Abschnitt, die Lehre von der Fortpflanzung und zeitlichen Veränderung des Körpers vom Anfang bis zum Tode, ist rein morphologischer Natur und könnte wegen seines ganz heterogenen Inhaltes füglich auch von der Physiologie abgetrennt und den deskriptiven Fächern, besonders der Anatomie, zugewiesen werden[1]." Oder soll das vielleicht ein Fortschritt den feinsinnigen Ausführungen Burdach's gegenüber sein? — Wenn W. Roux die Aufgabe der Probiologie dahin definiert: „Sie muss also suchen, Isoplasson, Autokineon und Automerizon im Laboratorium herzustellen[2]," so folgt aus dem oben Begründeten allein, in durchaus prinzipieller Hinsicht, dass die Bestrebungen der neuen Wissenschaft nur negative Ergebnisse liefern können. Denn, mag ein Isoplasson etc. noch so klein und noch so einfach sein, es ist eben als Person gedacht, und personifiziertes Leben ist für sich nicht existenzfähig. Mit der besten Kenntnis der chemischen Konstitution des Protoplasmas werden mir nicht imstande sein, einen Lebensprozess zu wecken. Nur im Zusammenhang ist Lebendiges denkbar, und was wir Leben nennen, das geht weit, weit über das Fassungsvermögen unserer Retorten hinaus! Darum glaube ich, dass — trotz Wöhler's großer Tat — die vorgezeichnete Aufgabe der Probiologie nur graduell und nicht im Prinzip von dem geheimnisvollen Treiben des Famulus Wagner sich unterscheidet: „Schon in der innersten Phiole erglüht es wie lebendige Kohle ... Es wird ein Mensch gemacht."

Ich bin mir sehr wohl bewusst, worin die Schwäche meiner ganzen Ableitung liegt, es ist dies die Verlegung des Ursprungs der Amphimixis in einen hypothetischen Zustand des Urplasmas, und dieser Zustand entzieht sich ja auf immer jeder Beobachtung. Allein, ich glaube, es ist das Schicksal der Biologie, dass sie ihre Hauptfragen niemals mit dem Grad von Exaktheit zu beantworten

1) L. Hermann, Lehrbuch der Physiologie. XI. Aufl., Berlin 1896, p. 8.
2) W. Roux, l. c., p. 149.

imstande sein wird, wie dies die Chemie und Physik tun können. Denn mehr als im Reich des Anorganischen tritt in den Erscheinungen des Lebens das Gewordene, das sekundär Verschobene in den Vordergrund und verschleiert uns den primären Zusammenhang des Geschehens. Dem Biologen bietet sich die Lebewelt, um an einen irgendwo von Ostwald in ähnlichem Zusammenhang gebrauchten Vergleich anzuknüpfen, lediglich in einem Querschnitt von heute dar. In das Dunkel der räumlichen Verkettung von Erscheinungen einzudringen — mag dem einen als vermessenes Beginnen vorkommen, auf den anderen übt es unwiderstehlichen Reiz der Anziehung aus.

Basel, Zoolog. Institut der Universität, Anfang Mai 1906.

Über das Skelett des tierischen Spermiums.

Von N. K. Koltzoff.

(Aus dem vergleichend-anatomischen Institute der Moskauer Universität.)

I.

Vor drei Jahren habe ich in dieser Zeitschrift[1]) zum ersten Male meine Betrachtungen über das Problem der Zellengestalt veröffentlicht und einen Versuch gemacht, zu beweisen, dass jede Zelle, welche eine konstante äußere Form besitzt, aus einem flüssigen Plasmatropfen und einigen festen elastischen Skelettgebilden besteht: durch dieses feste Skelett ist die spezifische von der Kugelform abweichende Gestalt der Zelle verursacht. Ebenso sind feste Skelettgebilde in allen bewegungsfähigen Zellen, ausgenommen die amöboiden, zu entdecken: hier spielt das Skelett die Rolle eines Mechanismus, welcher aus einer ungeordneten amöboiden Bewegung eine geordnete (Flimmer- oder Muskel- u. s. w.) Bewegung macht. Demselben Problem der Zellengestalt habe ich meine „Untersuchungen über die Spermien der Decapoden" gewidmet, welche als I. Teil der „Studien über die Gestalt der Zelle" im Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 67, erschienen sind. Seitdem lenkte ich meine Aufmerksamkeit auf die Spermien anderer Tierklassen, sowohl auf die typischen — flagellatenförmigen — als auch auf die atypischen. Freilich ist die Struktur dieser Spermien meistens von mehreren erfahrenen Cytologen schon oft untersucht worden. Ich habe mir aber eine ganz spezielle Aufgabe gestellt: das Skelett der Spermien und namentlich das Skelett des Spermiumkopfes festzustellen und die Gestalt der Spermien zu erklären.

Eine genaue Beschreibung meiner Untersuchungsmethoden und aller meiner Beobachtungen über die Struktur der verschiedenen

1) N. Koltzoff, Über formbestimmende elastische Gebilde in Zellen. Biolog. Centralbl., Bd. XXIII, 1903.

Spermien (ich habe mehr als 100 Arten untersucht) beabsichtige ich bald, im II. Teile meiner „Studien über die Gestalt der Zelle" zu veröffentlichen. Da aber einige von mir gewonnene Resultate vielleicht auch außerhalb des engen Kreises meiner Fachgenossen Interesse finden könnten, so will ich diese hier kurz zusammenstellen.

Bei einer neuen Bearbeitung eines Objektes, welches schon vielfach untersucht worden ist, spielen die Untersuchungsmethoden die wichtigste Rolle. Außer Beobachtung der lebenden Spermien und Spermatiden und gewöhnlichen Macerations- und Färbemethoden, habe ich bei meinen Spermienstudien die drei folgenden Untersuchungsmethoden angewandt, nämlich Experimente mit 1. Plasmolyse des Spermiums, 2. Quellung desselben und 3. der Löslichkeit der verschiedenen Spermiumbestandteile in manchen Reagentien. Die Experimente mit Plasmolyse und Quellung der Zelle geben uns das Mittel, das Volumen bezw. die Gestalt der lebenden oder toten Zelle künstlich zu verändern und auf diese Weise den Zusammenhang der flüssigen und festen Teile der Zelle festzustellen. Was aber die dritte Methode betrifft, so gelang es mir in vielen Fällen, mit starken Reagentien — Alkalien und Säuren — die verschiedenen Bestandteile des Spermiums einen nach dem anderen aufzulösen und so reine Spermiumskelette zu erhalten. Ich will meine Erörterungen nach der Reihenfolge dieser drei Untersuchungsmethoden vorführen.

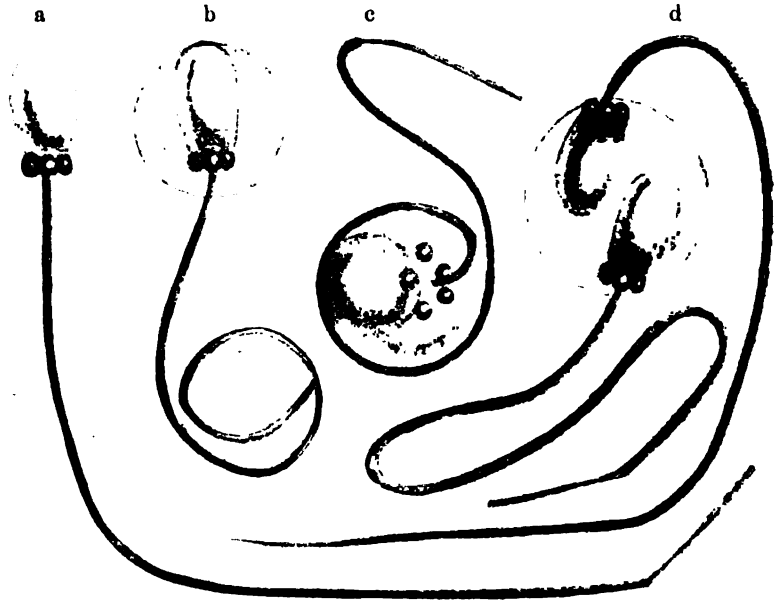
II.

In meinen oben zitierten Arbeiten brauchte ich den Namen „Plasmolyse" in dem weiteren Sinne des Wortes, als Veränderung der Zellengestalt unter verschiedenen osmotischen Bedingungen. Beim Steigen des äußeren osmotischen Druckes zieht sich der plasmatische Zellkörper zusammen, bei seiner Verminderung strebt das Volumen des Plasmakörpers sich zu vergrößern. Bei den pflanzlichen Zellen, welche ein äußeres Skelett — die Cellulosemembran — besitzen, bemerken wir in hypertonischen Lösungen eine typische Plasmolyse, indem der flüssige Plasmakörper sich zu einer Kugel zusammenzieht und von der festen Membran sich ablöst. Dagegen besitzen die tierischen Zellen meistens ein inneres Skelett, welches in hypertonischen Lösungen samt dem Plasmakörper sich zusammenzieht und zwar in solcher Weise, dass die äußere Gestalt der Zelle noch ausgeprägter wird; in hypotonischen Lösungen aber bläht sich die Zelle auf, mehr und mehr die Kugelgestalt annehmend, und dabei löst sich oft die äußere Plasmaschicht vom inneren Skelette ab (das entspricht der Plasmolyse in eigentlichem Sinne des Wortes). Dementsprechend ist bei der Untersuchung der tierischen Zellen die Wirkung hypertonischer Lösungen deswegen interessant, weil hier oft die festen Gebilde, wie Rippen auf einem

abgemagerten Wirbeltierkörper deutlich werden; die Wirkung hypotonischer Lösungen dagegen wird uns aus der Fig. 1 klar, welche die Plasmolyse des *Anodonta*-Spermiums darstellt.

In dieser Figur links (a) ist ein reifes lebendes Spermium, wie es in der Flüssigkeit der Mantelhöhle (Δ = c. —0,5°) beobachtet wird, gezeichnet. Wir sehen einen ovalen zusammengepressten Kopf, hinter ihm 4—5 Schwanz- oder Halskügelchen und eine Geißel mit ihrem Endstück. Wenn wir unter das Deckgläschen einige Tropfen destilliertes Wasser zufließen lassen, so verändert sich die Gestalt aller Spermien, indem ihr Volumen sich vergrößert. Vier solche Spermien sind auf der Fig. 1 b—d dargestellt.

Fig. 1.



1. Die erste Tatsache, welche durch dieses Experiment bewiesen wird, ist das Vorhandensein einer Plasmahaut, welche, als eine dünne ununterbrochene Schicht die Oberfläche des Spermiums bedeckt. In hypotonischer Lösung bildet sich zwischen dieser Plasmahaut und dem festen Skelette eine Vakuole, indem die Plasmahaut, vom inneren Skelette sich ablösend, zu einer Kugel sich aufbläht. Gewöhnlich bildet sich eine solche Kugel zuerst um den Kopf herum und dann wird sie allmählich größer, indem das feste Skelett des Schwanzes sich auf ihrer inneren Oberfläche in mehreren Windungen zusammenrollt. Das Endresultat ist, dass das ganze Spermium kugelig wird. In dem destillierten Wasser kann der innere Turgor des Spermiums so hoch steigen, dass die äußere

Plasmahaut platzt; die Deformation des festen Skelettes, welche durch Ausdehnung der Plasmahaut bedingt war, wird jetzt beseitigt und das Spermium, von seiner semipermeablen Plasmahaut befreit, kehrt wieder zur Normalgestalt zurück. Ebenso kann das kugelig gewordene Spermium auch seine normale Gestalt wieder annehmen, wenn es vor dem Platzen der semipermeablen Membran in die isotonische Lösung wieder zurückgebracht wird. Freilich ist hier die Reversibilität der plasmolytischen Reaktion nicht so vollkommen, wie ich bei *Inachus*-Spermien (eines Decapoden) beschrieben habe; denn bei den *Anodonta*-Spermien, ebenso wie bei den meisten von mir untersuchten flagellatenförmigen Spermien, wird das Skelett durch Plasmolyse mehr oder weniger beschädigt und kann deswegen in der isosmotischen Lösung seine normale Gestalt nicht wiedergewinnen.

Die Plasmolyseversuche mit den *Anodonta*-Spermien erlauben uns, noch drei weitere Tatsachen festzustellen:

2. Die semipermeable Plasmahaut bedeckt hier die ganze Oberfläche des Spermiums sowohl im Kopfteile als auch im Schwanze bis zu dessen Endstück. Zuweilen entstehen gleichzeitig zwei unabhängige Vakuolen, wie auf Fig. 1 b.

3. Diese semipermeable Plasmahaut ist flüssig und entbehrt jeglichen eigenen festen Skelettes. Es kommt nämlich oft vor, dass zwei Vakuolen von zwei verschiedenen Spermien während des Experimentes zusammenstoßen; in diesem Falle können sie zusammenfließen und so entsteht eine große kugelige Vakuole mit einer gemeinsamen Plasmahaut (Fig. 1 d).

4. Der Kern bildet ein besonderes osmotisches System mit einem festen, im Leben unsichtbaren, äußeren Skelette. Die Elastizität dieses Skelettes ist so groß, dass der Kern bei der Plasmolyse seine Gestalt nur wenig ändert. Es kann aber auch vorkommen, dass unter starker Volumenzunahme der Kern selbst kugelig wird; wahrscheinlich wird in diesem Falle das Skelett ganz oder teilweise zerstört (Fig. 1 c).

Die oben beschriebenen plasmolytischen Erscheinungen sind mehr oder weniger in allen tierischen Spermien zu beobachten. Es ist mir gelungen, fast alle von mir untersuchten flagellatenförmigen Spermien in die Kugelgestalt überzuführen. Man braucht nur zu diesem Zweck mehr oder weniger stark verdünnte Lösungen eventuell destilliertes Wasser, einwirken zu lassen: sofort werden alle vorher sich rasch bewegenden Spermien kugelig und bewegungslos. Diese Reaktion ist so beständig und so leicht auszuführen, und das Material für dieses Experiment so leicht zugänglich, dass sein Gebrauch bei verschiedenen Untersuchungen nicht warm genug zu empfehlen ist. Es genügt, nur zwei Beispiele, wo dasselbe angewandt werden könnte, zu nennen.

1. Wenn man die Wirkung der Zellgifte untersuchen will, so ist es notwendig, den Moment des Todes der Zelle genau zu bestimmen. Die Plasmolyse der Spermien gibt uns ein Mittel dazu: so lange diese im destillierten Wasser kugelig zu werden imstande sind, sind sie noch lebend, denn ihre Plasmahaut ist noch semipermeabel. Die Beweglichkeit der Spermien erlischt viel eher, als die Semipermeabilität der Plasmahaut; nach ihrem Erlöschen kann die Beweglichkeit durch Wirkung gewisser Reizmittel aber wieder erweckt werden, so lange nur die Plasmahaut noch lebt und semipermeabel bleibt. Ebenso ist es leicht zu ersehen, dass auf dem oben beschriebenen plasmolytischen Wege leicht zu bestimmen ist, ob dieser oder jener Farbstoff intra vitam oder post mortem in die Zelle eindringt.

2. Viele Vorteile hat das Objekt auch bei Untersuchungen über Permeabilität der Plasmahaut für verschiedene Stoffe. So ist es leicht zu beweisen, dass, z. B., für den Harnstoff die Spermien permeabel sind: in einer isotonischen Harnstofflösung werden sie allmählich kugelig. Die Frage über den Stoffwechsel in den Spermien ist bis jetzt kaum berührt. Ich bin überzeugt, dass bei der Lösung dieser Frage die plasmolytische Methode eine wichtige Rolle spielen wird.

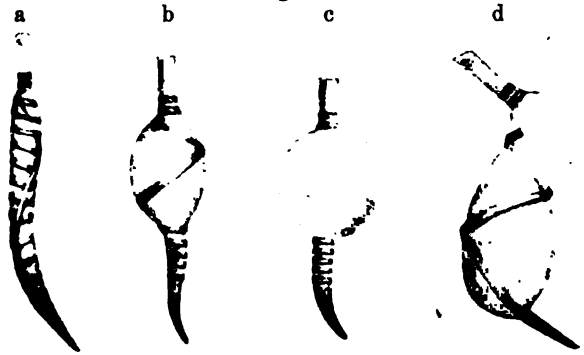
III.

Die Plasmolyse der *Anodonta*-Spermien legt uns klares Zeugnis dafür ab, dass hier der Kopf, wie der Schwanz, ein festes Skelett besitzen. Das Skelett des Kopfes sehen wir bei plasmolytischen Erscheinungen nur in seltenen Fällen. So ist bei Spermien von *Helix*, von *Opilio*, von Turbellarien etc. das Kopfskelett in Gestalt von einer oder mehreren Spiralfäden, welche den verlängerten Kopf mit engen Spiralwindungen umschlingen, sogar in isotonischer und noch besser in hypertonischer Lösung zu sehen. Meistens aber ist es nötig, die Spermien zu färben, indem man für das Chromatin einen basischen Anilinfarbstoff und für die Skelettfasern einen sauren anwenden muss. Glänzende Färbungen habe ich mit Biondigemisch bekommen, welches das Chromatin grün, das Skelett aber rot färbt. Auf diese Weise habe ich das Kopfskelett fast in allen von mir untersuchten Spermien gesehen. Es besteht gewöhnlich: 1. aus einem Längsfaden, welcher vom Perforatorium beginnt und unter der Oberfläche des Kopfes geradlinig oder in weiteren Spiralwindungen zum Halsstück absteigt, und 2. aus einer oder mehreren parallelen Spiralfasern mit engen Spiralwindungen. Diese letzte Spirale gibt dem Chromatintropfen die Gestalt einer Säule, der Längsfaden aber bestimmt die zylinderartige oder event. schraubenförmige Gestalt der Säule. — Das ist sozusagen ein Schema des Kopfskelettes, welches verschiedenartigen Variationen unterliegt. Was aber das Hals- und Schwanzskelett

betrifft, so waren hier schon längst verschiedene faserige Strukturen bekannt, von welchen die meisten die Rolle von Skelettgebilden spielen.

Dem Leser kann es scheinen, dass ich ganz willkürlich alle diese Fasern als feste formbestimmende Skelettgebilde betrachte; man wird einen Beweis fordern, dass es nicht kontraktile event. nervöse Strukturen seien. Diesen Beweis geben, wie mir es scheint, einige Experimente mit der Wirkung von Quellung. Die Spermienköpfe quellen unter Einwirkung von verschiedenartigen Reagentien; als Beispiel können fast alle Säuren und Alkalien, starke Lösungen von Anilinfarbstoffen, verschiedene Fixierungsflüssigkeiten u. s. w. genannt werden. Beim Quellungsprozess wird der Turgor des Chromatintropfens so stark, dass einige Skelettfasern, wie Reifen auf einem überfüllten Fass, springen und der Spermiumkopf jetzt bloß durch intakt gebliebene Skelettgebilde zurückgehalten wird, eine vollkommen kugelige Form anzunehmen. Von den verschiedenen Reagentien,

Fig. 2.



welche das Quellen verursachen, benutzt man am bequemsten ohne irgendwelche vorherige Fixierung der Spermien das starke unverdünnte Biondigemisch, da dieses zugleich die gequollenen Spermien färbt.

Auf der Fig. 2 a—d sind Spermien von einer Schlange (*Coronella austriaca*) in verschiedenen Quellungsgraden abgebildet. Fig. 2 a stellt den Spermiumkopf im normalen Zustande dar. Man sieht, dass der Kopf nicht zylindrisch ist, sondern in einer leichten schraubigen Windung von etwa $^3/_4$ Umgängen gewunden ist. Dementsprechend macht auch der Längsfaden eine ebensolche Windung; die Spirale mit mehreren engen Umgängen, das Perforatorium und zwei Zentralkörperringe sind auch vorhanden. Im Anfangsstadium der Quellung (Fig. 2 b) bricht gewöhnlich die enggewundene Spirale teilweise auseinander, und an der Stelle, wo die Spirale geplatzt ist, dehnt sich der flüssige Chromatininhalt zu einer Blase aus; der intakt gebliebene feste Längsfaden aber erlaubt nicht dem Chromatin-

tropfen kugelige Gestalt anzunehmen. In dem Falle dagegen, dass auch der Längsfaden teilweise zerstört wird, sehen wir einen schönen kugeligen Chromatintropfen (Fig. 2 c). Noch lehrreicher ist Fig. 2 d: durch den höchsten Grad der Quellung ist die ganze enggewundene Spirale vernichtet, der Längsfaden aber bleibt intakt. Jeder, wer diese Figur sieht, kann ihr keine andere Erklärung geben als die, dass hier nur eine feste Faser den flüssigen Tropfen die Kugelgestalt anzunehmen verhindert.

Aus der Sammlung meiner Zeichnungen will ich hier nur noch eine Abbildung veröffentlichen. Fig. 3 a—c stellt ein normales und zwei, durch Quellung in starker Biondilösung veränderte Geißelstücke von *Planorbis*-Spermien dar. Die Geißel des normalen Spermiums (a) besteht aus einem axialen Strang, welcher von drei parallelen Spiralfasern umwickelt ist. Von diesen drei ist eine Faser dicker als die zwei anderen, der Länge nach aber sind sie alle gleich. Die Spiralfasern wie der axiale Strang sind quellungsfähig. Die Quellung äußert sich hier darin, dass die Fasern dicker und kürzer werden. Das Resultat der Quellung kann verschiedenartig ausfallen: entweder bleibt die Konfiguration der Spiralfasern dieselbe wie am lebenden Spermium, oder es nähern sich die Fasern, auf der Oberfläche des axialen Stranges gleitend, einander (Fig. 3 c). Es kann auch geschehen, dass die dünneren Fasern bei der Quellung sich mehr verkürzen als die dickere; in diesem Falle, wie leicht zu verstehen ist, kann der axiale Strang nicht seine frühere zylindrische Gestalt beibehalten und wird schraubenförmig, was wir in der Tat in manchen Fällen beobachten (Fig. 3 b).

Fig. 3.

Aus den oben beschriebenen Quellungsveränderungen der *Planorbis*-Spermien können wir außer der Grundtatsache, dass die Spiralfasern hier wirklich fest und formbestimmend sind, noch die drei folgenden Schlussfolgerungen ziehen.

1. Die quellungsfähigen Fasern müssen eine besondere innere Struktur haben und ihrerseits aus einem festen Skelett und aus inneren, von einer Flüssigkeit gefüllten, Zwischenräumen bestehen. Die Hypothese, dass die Fasern eine wabige Struktur besitzen, macht ihre Quellungsfähigkeit vielleicht am meisten verständlich. Bekanntlich zerfallen in mehreren Fällen die Fasern des Spermiengeißels in Fibrillen; auch diese Tatsache beweist, dass sie eine feinere Struktur haben, widerspricht aber der Hypothese ihrer Wabenstruktur nicht. Doch kann aber in diesem Falle auch die

Anschauung von F. Meves[1]) gelten, nach welcher der von ihm in den roten Blutkörperchen beschriebene, formbestimmende und ebenso, wie es scheint, quellungsfähige Randreifen aus einem Bündel durch Querverbindungen (Quermembranen) zusammengehaltener Fasern besteht.

2. Die Spiralfasern gleiten auf der Oberfläche des axialen Stranges frei, d. h., sie sind durch keine feste Membran miteinander verbunden; denn sonst würden wir auf den Stadien der Fig. 3 b und 3 c irgendwelche Falten und zerrissene Stellen in dieser Membran sehen, wenn sie vorhanden wäre.

3. Eine schraubenförmige Gestalt kann das Resultat einer verschiedenen Länge von zwei oder mehr spiraligen Skelettfasern sein. Und in der Tat ist das oft die Ursache der oft vorkommenden schraubigen Gestalt des normalen Spermiumkopfes (z. B. bei *Paludina vivipara*). Der Längsfaden des Spermiumkopfes von *Coronella* ist ebenfalls doppelt und besteht aus einem dickeren und einem dünneren Faden.

IV.

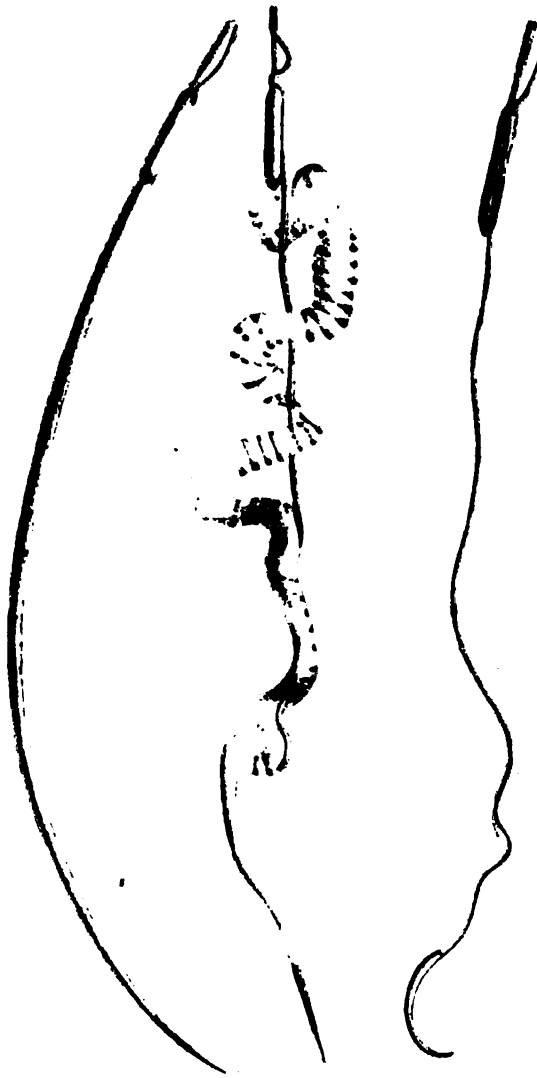
Da das Skelett des Spermiums fest ist, so liegt der Gedanke nahe, dass es auch der chemischen Wirkung verschiedener Reagenten gegenüber widerstandsfähiger als andere Bestandteile des Spermiums sein muss. Dass dem so ist, beweisen die Resultate sogen. Macerationen (besonders die Arbeiten von E. und K. Ballowitz); wenn man die Spermien irgendwelcher Art in isotonischen oder hypertonischen Salzlösungen längere Zeit liegen lässt, so bekommt man feine fibrilläre Strukturen (Spermiumskelette): alle anderen Bestandteile lösen sich auf. Nachdem ich mehrere Versuche mit der dauernden Wirkung von verschiedenen Salzlösungen angestellt habe, kam mir der Gedanke, die Wirkung einiger stärkerer Reagentien — Säuren und Alkalien — zu probieren. Die Resultate dieses Versuchs waren sehr günstig: es gelang mir in vielen Fällen, auf diese Weise sehr feine Spermienskelette rasch herauszupräparieren. Eines von solchen Experimenten will ich hier beschreiben.

Auf der Fig. 4 a ist ein mit dem verdünnten Biondigemisch gefärbtes Spermium von *Siredon pisciformis* abgebildet. Man sieht den Kopf mit dem Perforatorium, den Hals, welcher hier von dem riesigen proximalen Zentralkörper gebildet ist, und den vorderen Schwanzteil mit dem Achsenfaden und dem Nebenfaden. Fig. 4 b zeigt uns ein anderes Axolotlspermium, welches in starkem Biondigemisch gefärbt ist. Hier sind zwei Skelettfaden des Kopfes, welche denen von *Coronella* entsprechen, zu sehen. Die von dem Spiralfaden umwickelte Chromatinmasse ist stark gequollen, indem sie nicht nur viel dicker, sondern auch länger geworden ist. Sie hat

1) Anatomischer Anzeiger, 1906.

sich von dem Längsfaden teilweise abgelöst; diese Tatsache deutet auf die selbständige formbestimmende Bedeutung der Fäden beider Arten hin. Wenn man frische Spermien in Alkoholäther kocht, ist keine Gestaltsveränderung zu merken; das bedeutet, dass Lecithin und Fette, welche dabei gelöst werden, in der Gestaltsbestimmung keine Rolle spielen. In verdünnten KOH-Lösungen geschieht sofort starke Quellung, und allmählich löst sich das Chromatin auf; dagegen bleiben der Spiralfaden, ebenso wie der Längsfaden, der Hals und beide Geißelfäden bestehen. Keine weitere Veränderung des Spermiumskelettes bemerken wir nach der Wirkung der 5%-, 10%-, 20%- und 50%iger Ätzkalilösung. Ebensowenig können das Spermiumskelett verdünnte Mineralsäuren (HCl, H_2SO_4, HNO_3) zerstören. Erst konzentrierte Säuren lösen die in KOH gequollene spiralige Kopfmembran auf. Andere Teile des Spermiumskelettes bleiben aber sogar in den rauchenden Mineralsäuren unverändert bestehen und können nach solcher Behandlung mehrere Male aus der konzentrierten H_2SO_4 in 50%ige KOH-Lösung und umgekehrt, ohne merklich verändert zu sein, übergeführt werden (Fig. 4 c). Beim Kochen in Säuren und Alkalien werden auch diese resistenten Teile in wenigen Minuten gelöst.

Fig. 4.



Die Resistenz des Spermiumskelettes der Wirkung so starker Reagentien gegenüber hat gewiss nichts überraschendes. Diese Eigenschaft ist für alle Gerüstsubstanzen bekannt und unter den Eiweißstoffen charakterisiert dieselbe eine sehr interessante Gruppe der Albuminoide (Glutin, Elastin, Keratin, Cornein etc.) und der Albumoide von Mörner und Hammarsten, welche nach der Meinung einiger Chemiker (M. Siegfried) von allen komplizierten Eiweißstoffen vielleicht am meisten komplizierte Verbindungen enthält.

Dem Umfang und vielleicht dem Gewichte nach nimmt die erste Stelle im Spermiumskelette der Fig. 4 c wahrscheinlich der proximale Zentralkörper ein. Es ist zu bemerken, dass der Achsenfaden und vielleicht auch der Nebenfaden des Schwanzes aller Wahrscheinlichkeit nach sich aus den Zentralkörpern entwickeln.

Wie der Längsfaden des Kopfes entsteht, weiß man nicht sicher, das Perforatorium aber entwickelt sich wenigstens teilweise aus der Centrotheke. An den anderen Objekten gelingt es, auch das Kopfskelett von dem echten Zentralkörperskelette auf chemischem Wege zu trennen. In diesem Falle wäre es möglich, reines Centralin für makrochemische Untersuchung zu bekommen.

Bis jetzt hat man nur einen Bestandteil der Zelle — Chromatin — auf chemischem Wege untersucht. In der angegebenen Methode, glaube ich, haben wir die Möglichkeit, auch den anderen, nicht weniger wichtigen Bestandteil der Zelle — den Zentralkörper — makrochemisch genau zu untersuchen.

Zur Physiologie der Pigmentzellen.

Von R. F. Fuchs[1]).

(Aus dem physiologischen Institute der Universität Erlangen.)

Die reiche Literatur über den Farbenwechsel der Amphibien und anderer Tiere zeigt wohl am deutlichsten, welches Interesse diese Erscheinung den Biologen abgewonnen hat; aber diese große Zahl von Arbeiten lehrt nicht minder deutlich, wie viele strittige Anschauungen auf diesem Forschungsgebiete sich noch gegenüber stehen und wie vieler Arbeit es noch bedürfen wird, um zu befriedigenden Anschauungen über die schwierigen Fragen des Farbenwechsels zu gelangen. Es kann nicht meine Aufgabe sein, an dieser Stelle eine Literaturübersicht über die ganze Pigmentforschung zu geben, welche mit den klassischen Untersuchungen Brücke's[2]) beginnt, dann durch die hervorragenden Arbeiten

1) Erweiterter Abdruck aus der Festschrift für J. Rosenthal. Leipzig, G. Thieme 1906.

2) Brücke, Ernst, Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleons. Denkschriften der kaiserl. Akademie der Wissenschaften zu Wien. Math. naturw. Klasse, IV. Bd. 1852.

Leydig's[1]) und von Wittich's[2]) weiter ausgebaut wurde, um nicht mehr von der wissenschaftlichen Tagesordnung zurückgestellt zu werden, so dass sie bis in die neueste Literatur hineinreicht. Eine solche Literaturübersicht ist um so entbehrlicher, als E. Gaupp in dem Kapitel Haut, Bd. III der Anatomie des Frosches von Ecker-Gaupp II. Aufl. 1904, (S. 454—546) eine ausgezeichnete Darstellung des ganzen Gebietes gegeben hat, welche nicht nur die Anatomie, sondern auch die Physiologie der Pigmentzellen in einer geradezu mustergültigen Weise, mit seltener Gründlichkeit behandelt. Sehr treffend sagt Gaupp am Schlusse seiner historischen Übersicht zur Lehre von der Färbung und dem Farbenwechsel der Frösche (S. 546): „Zu gleicher Zeit wie die ..... Arbeit Ehrmann's (1892)[3]), erschien auch die große Abhandlung von Biedermann[4]), die das ganze Problem der Färbung und des Farbenwechsels bei den Fröschen mit allen seinen (anatomischen und physiologischen) Einzelfragen kritisch behandelt, die bisher vorliegenden Beobachtungen und Anschauungen auf ihre Richtigkeit geprüft und das Tatsachenmaterial in wesentlichen Punkten erweitert und ergänzt hat. Sie muss als die Grundlage aller ferneren Untersuchungen auf diesem Gebiete gelten ..."

Die in den Versuchen der verschiedenen Autoren zutage getretenen Differenzen veranlassten mich, die Frage nach der Innervation der Pigmentzellen von neuem in Angriff zu nehmen, insbesondere jene Bahnen näher zu studieren, in denen die koloratorischen Nervenfasern verlaufen. Ferner mussten neue Versuche über die Wirkung des Lichtes auf die Pigmentzellen angestellt werden, da Biedermann den Einfluss des Lichtes auf die allgemeine Körperfärbung viel geringer bewertet als Steinach[5]). Als ich mich mit eigenen Versuchen über den Einfluss des Lichtes be-

---

1) Leydig, F. Die zahlreichen einschlägigen Arbeiten siehe in der Literaturübersicht bei Ecker-Gaupp, Anatomie des Frosches, II. Aufl., Bd. III, 1904, S. 907.

2) von Wittich, Die grüne Farbe der Haut unserer Frösche; ihre physiologischen und pathologischen Veränderungen. Müller's Archiv 1854.

3) Ehrmann, S., Zur Kenntnis von der Entwickelung und Wanderung des Pigments bei den Amphibien. Archiv f. Dermatologie u. Syphilis 24. Jhrg. 1892. — Derselbe, Beitrag zur Physiologie der Pigmentzellen nach Versuchen am Farbenwechsel der Amphibien. Ebenda. — Derselbe, Über die Nervenendigungen in den Pigmentzellen der Froschhaut. Sitzber. d. kaiserl. Akad. d. Wissensch. zu Wien. Mathem. naturw. Klasse, Bd. 84, III. Abt., Jhrg. 1881. — Derselbe, Untersuchungen über die Physiologie und Pathologie des Hautpigmentes. Vierteljahrschrift f. Dermatologie u. Syphilis, XII. Jhrg. 1885; XIII. Jhrg. 1886.

4) Biedermann, W., Über den Farbenwechsel der Frösche. Pflüger's Archiv Bd. 51. 1892.

5) Steinach, Eugen, Über Farbenwechsel bei niederen Wirbeltieren, bedingt durch direkte Wirkung des Lichtes auf die Pigmentzellen. Zentralblatt f. Physiologie Bd. V. 1891. — Derselbe, Studien über die Hautfärbung und über den Farbenwechsel der Cephalopoden. Pflüger's Archiv Bd. 87. 1901.

schäftigte, welche auch die Einwirkung des ultravioletten Lichtes, sowie der Röntgen- und Radiumstrahlen auf den Pigmentapparat umfassen, erschien, noch bevor ich zu einem eindeutigen abschließenden Resultat gekommen war, die außerordentlich sorgfältige Untersuchung Hertel's [1]), der den Einfluss des Lichtes einschließlich der ultravioletten Strahlen auf die Pigmentzellen eingehend studiert hat. Obzwar durch Hertel's Versuche die meinen, soweit sie sich mit dem ultravioletten Lichte beschäftigt haben, bereits überholt sind, so werde ich doch meine Versuche über die Wirkung der strahlenden Energie auf die Pigmentzellen fortsetzen und später darüber berichten.

Als ich an die Ausführung der erwähnten Versuche ging, war vor allem eine Immobilisierung des Versuchstieres nötig, da ich die Veränderungen der Chromatophoren während des Versuches direkt mikroskopisch beobachten wollte, wozu die Schwimmhaut ein geeignetes Objekt abgibt. Eine einfache Fesselung des Tieres erwies sich aber als vollkommen unbrauchbar, da alle Beobachter seit von Wittich die übereinstimmende Erfahrung gemacht hatten, dass alle stärkeren Hautreize eine starke Aufhellung des Frosches herbeiführen. Die üblichen Narkotika, wie Äther und Choroform erwiesen sich nicht brauchbar, denn ich beobachtete in Übereinstimmung mit Biedermann bei Äthernarkosen ein starkes Dunkeln der Frösche, das zu einer Lähmung der Pigmentzellen führte, weil alle Mittel, die sonst eine starke Aufhellung herbeiführen, wie z. B. 30—35° warmes Wasser, Bedecken mit trockenem Filterpapier hier erfolglos blieben. Erst nach dem vollständigen Verschwinden der Äthernarkose kehrte die Reaktionsfähigkeit der Pigmentzellen zurück. Es lag deshalb nahe, die Versuche am kurarisierten Tier anzustellen, zumal Biedermann hervorhebt, dass kleine Dosen Kurare für den koloratorischen Apparat belanglos sind. Zwar gibt Biedermann an, dass größere Kuraredosen die Wirkung der Ischiadikusreizung zu verzögern vermögen. Ferner fand Lister [2]), dass nach größeren Kuraredosen eine nicht ganz regelmäßig auftretende, manchmal nur vorübergehende Verdunkelung der hellen Haut eintritt. Biedermann konnte die Lister'schen Versuche an *Rana fusca* und *Hyla arborea* bestätigen, außerdem beobachtete er bei Verwendung großer Kuraredosen lokale Wirkungen, die in einer Pigmentballung bestanden, soweit die Haut von dem betreffenden Lymphraum her mit dem

1) Hertel, E., Einiges über die Bedeutung des Pigmentes für die physiologische Wirkung der Lichtstrahlen. Zeitschrift für allgemeine Physiologie Bd. 6, H. 1. 1906.

2) Lister, Jos., On the cutaneous pigmentary system of the frog. (Commun. by Dr. Sharpey). Philosophical Transactions of the royal Society of London. Vol. 148. For the year 1858. London 1859

Gifte in Berührung gekommen ist. Biedermann kommt zu dem Ergebnis, dass das Kurare in großen Dosen die Melanophoren in einen langandauernden Erregungszustand versetzt.

Da weder Lister noch Biedermann systematische Untersuchungen über die koloratorische Wirkung des Kurares angestellt hatten, so füllte ich zunächst diese Lücke aus, weil vor der weiteren Verwendung des Kurares erst darüber eine Klarheit bestehen musste, um nicht eine unbekannte Fehlerquelle in die ohnehin schwierig zu analysierenden Versuche über Lichtwirkung einzuführen. Meine systematischen Versuche mit Kurare zeigten typische Farbenveränderungen an Fröschen, die mich veranlassten, auch noch eine Reihe anderer Alkaloide auf ihre koloratorische Wirkung hin zu prüfen, zumal in der Literatur keine Angaben darüber aufzufinden waren. Nur vom Strychnin ist seit den Untersuchungen von Wittich's bekannt, dass es während des Krampfstadiums eine intensive Aufhellung bewirkt. Ferner machte von Wittich auch die Beobachtung, dass die elektrische Reizung der Haut noch mehrere Stunden nach Aufhören der Strychninkrämpfe sich sehr wirksam aufhellend erweist. Auch Bimmermann[1]) hat die aufhellende Wirkung des Strychnins beobachtet, ohne aber ebensowenig wie von Wittich systematische Versuche darüber angestellt zu haben.

Wohl wird in der Literatur häufig von chemischen Reizungen der Pigmentzellen gesprochen, aber die Versuche sind, wenigstens nach ihrer Beschreibung zu urteilen, vielfach nicht so angestellt, dass eine chemische Reizung der Chromatophoren einwandfrei durch sie erwiesen erscheint. Es handelt sich meistens um lokale Einwirkungen chemischer Agentien. So bewirken nach Lister's Angaben Senföl, Krotonöl und Kantharidin eine lang anhaltende Ausbreitung der dunklen Pigmentzellen, welche auch nach der Entfernung des Reizes noch lange anhält. Lister nimmt eine Lähmung der nervösen Apparate an, während Biedermann eine direkte Lähmung der Pigmentzellen für wahrscheinlich hält. Ferner wird von Ehrmann das Kochsalz als chemisch wirksamer Reiz angewendet. Ehrmann sah nach Behandlung der Haut mit Kochsalz bei *Hyla* ein kurzdauerndes Dunkeln. Da ich diese Versuche nicht wiederholt habe, so kann ich mir ein Urteil darüber nicht erlauben, jedenfalls sind sie einer sehr komplizierten Deutung zugänglich, und eine physikalische, osmotische Wirkung erscheint mir wahrscheinlicher als eine chemische Wirkung des Kochsalzes. Ferner müssen zu den chemischen Beeinflussungen des koloratorischen Apparates Lister's und Biedermann's Versuche über die Einwirkung der Kohlensäure gerechnet werden, wonach der Kohlen-

1) Bimmermann, E. H., Über den Einfluss der Nerven auf die Pigmentzellen des Frosches. Inaug.-Dissertation. Strassburg 1878.

säure eine direkt lähmende Wirkung auf die Pigmentzellen zukommt. Schließlich gehören zu den chemischen Beeinflussungen der Färbung auch noch von Wittich's Versuche an hungernden Fröschen, welche zeigten, dass grüne Eskulenten durch das Hungern einen braunen, bronzefarbigen Ton annahmen. Damit habe ich alle Angaben der mir bekannten Literatur über Beeinflussung der Farbe durch chemische Substanzen aufgezählt. Ich unterlasse es zunächst zu untersuchen wie der Mechanismus der Farbenänderung abläuft, ob das Agens direkt auf die Pigmentzellen einwirkt, oder ob die Farbenveränderung erst auf dem Umwege des Nervensystemes zustande gekommen ist. Da diese Frage durchaus nicht immer leicht zu beantworten ist, muss ich ihre Beantwortung einer gesonderten Mitteilung vorbehalten, welche sich mit der Innervation der Pigmentzellen im Besonderen beschäftigen wird.

In dieser Mitteilung will ich mich bloß auf meine Versuche über den Farbenwechsel der Frösche, welcher durch einige Alkaloide hervorgerufen werden kann, beschränken.

Bei allen Versuchen über die Physiologie der Pigmentzellen ist eine genaue Beschreibung der angewandten

Untersuchungsmethode

ganz unerlässlich, weil bei den Versuchen so viele Nebenfaktoren in Betracht kommen, wie Biedermann gezeigt hat. Leider lassen die Angaben vieler Autoren gerade darin sehr viel zu wünschen übrig, so dass späteren Experimentatoren die Wiederholung und Beurteilung dieser Versuche oft unmöglich gemacht wird. Da ein im Experiment beobachteter Farbenwechsel ganz spontan, oder sogar trotz unseres Eingriffes eingetreten sein kann, so ist die ständige Beobachtung eines Kontrolltieres unerlässlich, das immer unter den genau gleichen Bedingungen gehalten werden muss. Die Auswahl des Kontrolltieres bietet schon die Gefahr großer Fehlerquellen, welche leicht zu unrichtigen Versuchsergebnissen führen können. Meine Versuche haben gezeigt, dass immer nur Tiere des gleichen Geschlechtes als Kontrolltiere verwendet werden dürfen, weil die Farbenveränderungen bei den beiden Geschlechtern in sehr verschiedener Intensität erfolgen. Im allgemeinen kann gesagt werden, dass Männchen auf alle koloratorischen Reize, wie z. B. Feuchtigkeit, Wärme, Licht, intensiver reagieren als Weibchen. Häufig zeigten die Männchen auf einen Wechsel der Versuchsbedingungen einen ausgesprochenen Farbenwechsel, welcher bei den unter genau gleichen Bedingungen befindlichen Weibchen vollständig fehlte. Damit soll aber keineswegs gesagt sein, dass den Weibchen ein Farbenwechsel überhaupt fehlt, sondern er ist nur weniger sicher experimentell zu erzeugen. Vielfach konnte ich in Übereinstimmung mit Biedermann auch

beobachten, dass es Tiere gibt, die gegen alle experimentellen koloratorischen Reize sich vollkommen reaktionslos verhalten; unter ihnen finden sich sowohl Männchen, wie Weibchen, wenngleich die letzteren überwiegen.

Die Berücksichtigung des Geschlechtes allein genügt noch nicht bei der Auswahl eines Kontrolltieres, da man bei der Entnahme der Tiere aus dem Froschbassin niemals wissen kann, durch welchen augenblicklichen Erregungszustand des koloratorischen Apparates eine gerade vorhandene Färbung bedingt ist. Deshalb müssen die Versuchs- und Kontrolltiere vor Anstellung des eigentlichen Versuches erst einer Untersuchung unterworfen werden, wie bei ihnen unter den verschiedenen experimentell gewählten äußeren Bedingungen der Farbenwechsel verläuft. Nur dann, wenn die Tiere einen gleichsinnigen und gleichstarken Farbenwechsel bei den Vorversuchen zeigen, sind sie zu dem eigentlichen Versuch brauchbar.

Ich verfuhr deshalb so, dass zunächst je zwei gleichgefärbte und gleichgeschlechtliche Tiere derselben Art in ein und demselben weiten Glasgefäß durch mindestens 24 Stunden beobachtet wurden; meist erstreckten sich die Vorversuche über 36—48 Stunden. Die Tiere wurden zunächst mehrere Stunden, z. B. fünf, trocken gehalten, dann fünf Stunden im seichten Wasser, hierauf fünf Stunden im Dunkeln und endlich eine gleiche Zeit im Hellen. Auch wurde die Farbenveränderung dieser Tiere bei verschiedenen Temperaturen untersucht. Erst wenn sich bei diesen Vorversuchen eine gute Übereinstimmung der Farbenveränderungen ergab, wurden sie zu dem eigentlichen Versuche verwendet. Auch die Geschwindigkeit, mit der die Farbenveränderung erfolgte, wurde berücksichtigt, indem niemals Tiere mit einem raschen Farbenwechsel mit solchen, die eine träge koloratorische Veränderung zeigten, zu einem gemeinsamen Versuche herangezogen wurden.

Eine Gleichheit der Farbentöne ist namentlich bei *Rana fusca* meist sehr schwer zu erreichen, denn dunkle Tiere, welche gleich gefärbt erscheinen, zeigen oft ganz verschiedene Farbentöne, wenn sie sich aufhellen; so kann z. B. das eine Tier hell graugrün werden, während das andere hell ockergelbbraun wird. Bei *Rana esculenta* ist diese Schwierigkeit weitaus geringer. Man muss aber stets damit rechnen, weil die Helligkeiten verschiedener Farbentöne sehr schwer zu vergleichen sind, wenn die Helligkeitsunterschiede nicht sehr große sind. Es ist sehr schwer, die Farbenunterschiede und Veränderungen so zu beschreiben, dass der Leser eine richtige Vorstellung von dem Umfange der stattgehabten Veränderung bekommt. Ich habe deshalb für die Verdunkelung mehrere Zwischenstufen unterschieden z. B. die Abstufungen für grün: als hellste Stufe ein sehr helles Grün, das meist als zitronengelbgrün zu bezeichnen ist; dann hellgrün, ein Grün in

dem die gelbe Valenz nur sehr schwach, oder nicht mehr hervortritt; mittelhellgrün, ein reines Grün etwa mittel blattgrün; als nächste Stufe folgt dann ein mittleres Dunkelgrün, entsprechend dem smaragdgrün; dann dunkelgrün der Färbung eines Tannenwaldes entsprechend und endlich ein schwarzgrün, in welchem das Grün nur sehr wenig hervortritt. In analoger Weise wurden auch die übrigen Farbentöne abgestuft, z. B. braun oder ocker.

Mit der Beobachtung der Hautfarbe allein habe ich mich nicht begnügt, sondern jedesmal wurde auch der Ballungszustand der Schwimmhautmelanophoren mikroskopisch untersucht. Diese Untersuchung am nicht narkotisierten Tier könnte leicht eine Fehlerquelle in sich schließen, weil man dabei eine stärkere Hautreizung hervorrufen kann, welche nach den Erfahrungen aller Autoren zu einer Aufhellung führt. Aber man lernt es sehr bald, das Tier in der einen Hohlhand zu halten und die Schwimmhaut des einen Hinterbeines ,zwischen Zeigefinger und Daumen derselben Hand auszubreiten, ohne das Tier dabei unnötig zu malträtieren. Da bei der nötigen Übung diese ganze Untersuchung kaum eine halbe Minute dauert, so wird der dadurch bedingte Fehler besonders deshalb nicht sehr groß sein, weil die Veränderungen der Schwimmhautmelanophoren erst relativ spät erfolgen. Für die allgemeine Hautfärbung kommt ein so entstandener Fehler überhaupt nicht in Betracht, da die mikroskopische Untersuchung der Schwimmhaut immer erst am Schlusse der jeweiligen Beobachtung angestellt wurde. Die mikroskopische Untersuchung der Schwimmhaut zeigte, dass die Schwimmhautmelanophoren im großen und ganzen eine der Färbungsänderung der Haut entsprechende Veränderung aufweisen. Aber es ist nicht zu verkennen, dass häufig keine vollkommene Kongruenz der beiden Veränderungen besteht, indem verhältnismäßig häufig einer starken Verdunkelung der ganzen Haut eine nur mäßige Expansion der Schwimmhautmelanophoren entspricht, und andererseits sehr starke Aufhellungen der Haut von nur geringfügigen Ballungszuständen der Schwimmhautmelanophoren begleitet sein können. Überhaupt habe ich bei meinen Versuchen an mehr als 500 Fröschen, wobei jedes Tier durchschnittlich fünfmal untersucht wurde, die Erfahrung gemacht, dass die Veränderungen der Schwimmhautmelanophoren bedeutend langsamer ablaufen, als die der Melanophoren der übrigen Haut. Ferner zeigt sich, dass nicht alle Melanophoren den gleichen Ballungszustand zeigen, sondern es können da sehr weitgehende Differenzen zwischen einzelnen Zellgruppen oder einzelnen Zellen bestehen. Besonders auffallend war es mir, dass ganz oberflächlich in der Epidermis gelegene, reich verzweigte, dunkle Pigmentzellen sich an den Reaktionen der übrigen Zellen überhaupt nicht beteiligen und durch keines der angewandten Mittel zur

Ballung zu bringen waren. Diese dunkel gefärbten Pigmentzellen sind wahrscheinlich gar nicht mit den übrigen dunklen Pigmentzellen, den echten Melanophoren, auf eine Stufe zu stellen. Wahrscheinlich handelt es sich um eine den Leukophoren entsprechende Gattung von Pigmentzellen, die aber ein braunes Pigment enthalten. Ähnliche Zellen hat auch Ehrmann beschrieben. Bei genauerem Zusehen kann man immer mehrere mir charakteristisch erscheinende Unterschiede zwischen diesen Zellen und den echten Melanophoren auffinden. Vor allem ist das Pigment der in Rede stehenden Zellen braun, während die eigentlichen Melanophoren ein schwärzeres Pigment enthalten; auch sind die Körnelungen der beiden Pigmente verschieden, indem das braune Pigment mehr homogen, fast ungekörnelt erscheint. Ferner zeigt auch die Form dieser oberflächlich gelegenen, braunen Pigmentzellen sehr viel Ähnlichkeit mit den Leukophoren. Sie sind gewöhnlich flechtenartig gelappt und erinnern in ihrem ganzen Aussehen an das isländische Moos (*Cetraria islandica*). Sie haben verhältnismäßig breite, kurze verzweigte Fortsätze, die nie die Feinheit und Schlankheit der Fortsätze der eigentlichen Melanophoren aufweisen. An den Xantholeukophoren und Erythrophoren habe ich niemals eine Reaktion gesehen, so dass ich in Übereinstimmung mit der Mehrzahl der Autoren die Farbenveränderung als nur durch die Melanophoren bedingt ansehen muss.

Die mikroskopische Untersuchung der Schwimmhaut bot auch noch den Vorteil, dass ich immer über den jeweiligen Zustand des Blutkreislaufes unterrichtet war, welcher den Ballungszustand der Pigmentzellen sehr wesentlich beeinflusst, wie aus den Versuchen von Lister, Hering und Hoyer[1]), Biedermann, Steinach hervorgeht. Diese Fehlerquelle konnte für meine Versuche umso bedeutungsvoller werden, weil ja manche der angewandten Alkaloide, wie z. B. Atropin, Veratrin, die Herztätigkeit beeinflussen.

Ferner wurde der Einfluss der Feuchtigkeit, Temperatur und Belichtung in meinen Versuchen immer genau berücksichtigt, so dass diese Faktoren als Fehlerquellen nicht in Betracht kommen, und die beobachteten Farbenveränderungen nur auf die Wirkungen der verwendeten Alkaloide zu beziehen sind.

Die Tiere wurden tagsüber fortlaufend beobachtet, aber nur in größeren Zwischenräumen wurde eine genauere mikroskopische Untersuchung vorgenommen, namentlich dann, wenn eine Farbenveränderung deutlich war. Eine Beobachtungspause findet sich nur

1) Hoyer, Über die Bewegungen der sternförmigen Pigmentzellen und die dadurch erzeugten Veränderungen in der Hautfarbe der Frösche. Nach Untersuchungen von Th. Hering mitgeteilt. Zentralblatt f. d. medizinischen Wissenschaften. 7. Jahrg. 1869.

in der Zeit zwischen acht Uhr abends bis acht Uhr morgens. Da es sich bei den vorliegenden Untersuchungen nicht darum handelt, die genauen Zeiträume des Eintrittes und Ablaufes der Farbenveränderungen, sowie der sonstigen Wirkungen der einzelnen Alkaloide, wie Lähmungen und Krämpfe, zu bestimmen, so genügt es von Zeit zu Zeit, in wechselnden Intervallen die mikroskopische Untersuchung auszuführen. Eine genaue Bestimmung der Zeitpunkte wäre auch gar nicht möglich gewesen, weil manchmal der Beginn oder das Ende der Krämpfe oder Lähmungen in die Zeit der Beobachtungspause fällt. Die von mir diesbezüglich gemachten Angaben stellen einfach den Befund zur angegebenen Zeit dar, der zur Beurteilung des Versuches möglichst vollkommen geschildert werden muss.

Sämtliche Versuche wurden an frisch gefangenen Tieren, sowohl vor, wie nach der Laichzeit angestellt. Die einzelnen Agenzien wurden in Lösungen vermittels Pravaz'scher Spritze in den Rückenlymphsack injiziert. Von den meisten Alkaloiden wurde eine einprozentige Lösung verwendet und zwar von Atropin, Cocain, Coniin, Eserin, Morphium, Nikotin; dagegen wurde verwendet: das Brucin in einer halbprozentigen, Kurare in einer einpromilligen und zehntelpromilligen, Nikotin auch in einer einpromilligen, Strychnin in einer halb- und zehntelpromilligen und endlich das Veratrin in einer viertelprozentigen und einpromilligen Lösung. Mehr als ein cm^3 der Lösung wurde den Tieren nie injiziert, um eine Nebenwirkung durch die Flüssigkeitsansammlung im Rückenlymphsack zu vermeiden. Für die Mengen von 0,5—1 cm^3 wurden stets große Tiere ausgesucht, damit die injizierte Flüssigkeitsmenge keine lokale starke Hautanspannung hervorrufe. Man könnte gegen diese Injektionsversuche den Einwand geltend machen, dass die Substanzen, da sie nicht in isotonischen Lösungen injiziert worden sind, eigentlich nur osmotische Wirkungen entfaltet haben könnten. Es wäre zwar richtiger gewesen, die Lösungen durch einen entsprechenden Kochsalzzusatz isotonisch zu machen, aber ich glaube nicht, dass in meinen Versuchen durch osmotische Wirkungen Versuchsfehler bedingt worden seien. Vor allem ist die injizierte Flüssigkeitsmenge, die ja in den meisten Fällen nur Bruchteile eines cm^3 beträgt zu klein, um osmotische Wirkungen von längerer Dauer auszuüben. Solche osmotische Wirkungen hätten sich dann nur ganz lokal an der Injektionsstelle bemerkbar machen müssen. Ferner hätten dann alle hypertonischen Lösungen die gleichen Wirkungen entfalten müssen und ebenso wäre bei allen hypotonischen Lösungen eine gleiche Wirkung eingetreten, die der Wirkung der hypertonischen Lösungen vielleicht entgegengesetzt gewesen wäre. Da meine Versuche aber keine derartigen Beobachtungen ergaben, so darf ich eine Beeinflussung der Versuchsergebnisse durch rein osmotische Wirkungen der angewandten Lösungen mit Sicherheit

ausschließen. Deshalb habe ich auch eigens anzustellende Kontrollversuche nach dieser Richtung hin unterlassen.

Im folgenden seien nun die Versuche mit den einzelnen Alkaloiden ausführlicher beschrieben, wobei ich von einer Publikation der einzelnen Versuchsprotokolle Umgang nehme.

Atropin.

Die an *Rana fusca* angestellten sechs Versuche hatten folgenden Verlauf. Nach einer Injektion von 1 Milligramm (mg) Atropin tritt beim Männchen nach einer ganz kurz vorübergehenden, unwesentlichen Aufhellung eine noch nach 24 Stunden bemerkbare Verdunkelung ein, die zwar deutlich, aber nicht sehr hochgradig ist. Die Schwimmhautmelanophoren zeigen analoge Veränderungen wie die Hautfarbe, während das Kontrolltier seine helle Hautfarbe und den kugeligen Ballungszustand der Schwimmhautmelanophoren unverändert beibehält. Die Unterschiede sind sogar noch 41 Stunden nach der Injektion (= p. i.) zu sehen. Nachdem die Verdunkelung bei dem Versuchstier zurückgegangen war, wurden die Tiere in ganz seichtes Wasser gesetzt und im 17° warmen, halbhellen Zimmer gehalten. Nur bei dem Atropintier trat eine stärkere Verdunkelung ein, während das Kontrolltier ziemlich hell blieb. Ein Versuch mit 2 mg Atropin, der an einem Weibchen angestellt wurde, verlief unsicher. Wohl konnte die der Injektion folgende Aufhellung nach drei Stunden noch gesehen werden, auch folgte dann ein Dunkeln des Atropintieres, aber ein deutlich ausgeprägter Unterschied gegenüber dem Kontrolltier konnte zu keiner Zeit beobachtet werden. Dagegen waren bei einem anderen Weibchen, dem 3 mg Atropin injiziert worden waren, die Erfolge sehr deutlich. Drei Stunden nach der Injektion war die Aufhellung vorhanden. Bei den späteren Untersuchungen war das Atropintier stets dunkler als das Kontrolltier; auch ein 10stündiger Aufenthalt der beiden Tiere im seichten Wasser hatte den Unterschied nicht verschwinden lassen. Erst nach 41 Stunden (p. i.) beginnt er zu schwinden. Die analogen Veränderungen, nur viel stärker ausgeprägt, zeigte ein Männchen, dem 4 mg Atropin injiziert worden waren. Hier war nach 42 Stunden (p. i.) der Farbenunterschied noch sehr deutlich. Dagegen verlief ein Versuch mit 5 mg an einem Männchen vollständig resultatlos, ohne dass ein Grund dafür aufgefunden werden konnte. Von den sechs an *Rana fusca* angestellten Versuchen verliefen vier deutlich positiv, d. h. es erfolgte nach einer bald vorübergehenden, nicht sehr bedeutenden Aufhellung eine Verdunkelung des Versuchstieres; ein Versuch verlief unsicher und einer vollständig negativ.

Die 11 an *Rana esculenta* angestellten Versuche hatten folgendes Ergebnis: Nach Injektion von 1 mg Atropin bei einem Weibchen wurde bei der nach 2 Stunden 20 Minuten vorgenommenen Unter-

suchung eine Lähmung und Aufhellung konstatiert, die auch noch nach 18 Stunden 39 Minuten (p. i.) vorhanden waren. Dann dunkelte das hellgrüne Tier bis mitteldunkelgrün nach und zeigte 48 Stunden 34 Minuten nach der Injektion keine wesentlich stärkere Verdunkelung als das unter gleichen Bedingungen (im seichten Wasser, in der 12° warmen photographischen, vollständig verdunkelten Kammer) gehaltene Kontrolltier. Ein Versuch mit 2 mg Atropin an einem Männchen zeigte mit Ausnahme der nach 2 Stunden 12 Minuten (p. i.) beobachteten Lähmung und Aufhellung, die nach 18 Stunden 36 Minuten einer neuen mäßigen Verdunkelung Platz gemacht hatte, keine besonderen Erscheinungen. Bis 48 Stunden 40 Minuten (p. i.) waren Versuchs- und Kontrolltier stets gleich gefärbt. Bei den mittleren Atropindosen von 3—6 mg waren die Veränderungen sehr deutlich, mit Ausnahme eines Versuches mit 5 mg an einem Männchen. Bei der nach durchschnittlich 2 Stunden (p. i.) vorgenommenen Untersuchung waren die Atropintiere gelähmt und ziemlich aufgehellt. Dabei war aber zu konstatieren, dass zu dieser Zeit die Aufhellung entsprechend der größeren Alkaloiddosis immer geringer wurde. Nach 18 Stunden (p. i.) waren die Versuchstiere bereits wesentlich dunkler als die Kontrolltiere. Der Unterschied war sogar 45 Stunden nach der Injektion noch deutlich, nachdem die Tiere 15 Stunden in der 12° warmen Dunkelkammer im seichten Wasser gehalten worden waren. Wurden die Tiere dann in das 17° warme, helle Zimmer gebracht und trocken gesetzt, so hellten sich die Kontrolltiere rascher und stärker auf als die Versuchstiere. Selbst nach 48 Stunden (p. i.), also nach dreistündiger Einwirkung des Lichtes, der Wärme und der Trockenheit war der Unterschied in der Farbe noch bemerkbar, begann aber dann zu verschwinden.

Bei den höheren Dosen von 7—10 mg Atropin war nach 1 Stunde (p. i.) zwar die Lähmung vorhanden, aber die Aufhellung war bereits sehr gering und fehlte bei den Versuchen von 9 und 10 mgr bereits vollständig, wo sofort ein Dunkeln des atropinisierten Tieres beobachtet werden konnte. Im übrigen sind die Erscheinungen dieselben wie bei den mittleren Dosen; auch hier sind die Unterschiede nach 48 Stunden (p. i.) nicht mehr besonders hervortretend und verlieren sich dann allmählich.

Es muss besonders hervorgehoben werden, dass das Atropin keine sehr starken Farbenveränderungen bedingt, sie werden bei den höheren Dosen wohl deutlicher als bei den kleinen, aber niemals ist eine starke Verdunkelung vorhanden, sie hält sich vielmehr immer in mittleren Grenzen; bei schwachen Dosen tritt sie wenig hervor, immerhin ist sie sicher zu erkennen. Werden die Atropintiere ganz trocken gehalten, dann kann die Verdunkelung vollkommen fehlen. Es ist dieses Verhalten leicht zu verstehen, weil Trockenheit nach den Versuchen von Biedermann und

anderen Autoren ein starker Reiz zur Ballung des Pigmentes ist. Bedenkt man aber noch, dass das Atropin die Drüsensekretion lähmt, so wird die Haut dann ganz besonders stark trocken und diese Trockenheit vermehrt die Wirkung der ballenden Reize, so dass nur diese allein zur Geltung kommen.

Von den elf Versuchen an *Rana esculenta* sind acht positiv (Verdunkelung), zwei mit schwachen Dosen schwach positiv und einer negativ verlaufen.

Brucin.

An *Rana fusca* wurden 19 Versuche mit Brucin angestellt. Bei der niedrigsten angewandten Dosis, 0,25 mg, konnten keine Krämpfe beobachtet werden. 2 Stunden 30 Minuten nach der Injektion zeigte das Versuchstier eine deutliche Aufhellung der Hautfarbe, mit der eine entsprechende Ballung der Schwimmhautmelanophoren Hand in Hand geht, indem diese aus dem netzförmigen Expansionszustand in den sternförmigen übergegangen sind und zahlreiche feine spitze Fortsätze aufweisen, die keinen Zusammenhang untereinander mehr erkennen lassen. Das unter den gleichen Bedingungen (im seichten Wasser, im hellen, 14° warmen Zimmer) gehaltene Kontrolltier hat weder seine dunkele, schwarzgrüne Hautfarbe, noch die netzförmige Expansion der Schwimmhautmelanophoren geändert. Ein darauffolgendes 20stündiges Verweilen in der 12° warmen Dunkelkammer hat den vorherbestandenen Unterschied nicht verschwinden lassen, obgleich beide Tiere etwas nachgedunkelt sind. Der Unterschied ist nach 24 Stunden (p. i.) noch immer deutlich, wenn auch etwas schwächer als früher; selbst nach 46 Stunden (p. i.) ist er noch vorhanden und beginnt um die 53. Stunde (p. i.) zu verschwinden. Ganz analoge Erscheinungen sind bei Brucindosen bis zu 0,75 mg zu beobachten. Bei diesen etwas höheren Dosen sind die Unterschiede zwischen Versuchs- und Kontrolltier noch deutlicher. Bei Dosen von 1—1,5 mg sind die Ergebnisse wohl auch noch im wesentlichen mit den vorhergeschilderten im Einklange. Nach 3 Stunden (p. i.) war bei dem mit 1,5 mg behandelten Tier ein deutlicher Strecktetanus eingetreten, der mit einer Aufhellung der Haut und Ballung der Schwimmhautmelanophoren einherging. Die Aufhellung war noch nach 26 Stunden (p. i.) zu konstatieren, obzwar der Unterschied zu dieser Zeit nicht mehr bedeutend war; die Tiere hatten die vorhergehenden letzten 21 Stunden in der 12° warmen Dunkelkammer im seichten Wasser zugebracht. Gegen die 53. Stunde (p. i.) ist der Unterschied nur schwach angedeutet, eventuell nicht mehr zu sehen. Ein Versuch mit 1 mgr Brucin an einem Männchen fiel fast vollkommen negativ aus. Drei Stunden nach der Injektion wurde zwar eine geringfügige Ballung der Schwimmhautmelanophoren beobachtet, sonst zeigte aber das Brucintier keinen Unterschied gegenüber dem Kontrolltier. Da-

gegen zeigte ein anderes mit 1 mgr behandeltes Männchen, welches die beschriebene Aufhellung bis zur 23. Stunde (p. i.) gezeigt hat, 46 Stunden nach der Injektion eine deutliche Verdunkelung gegenüber dem Kontrolltier. Sie tritt bei höheren Dosen noch stärker hervor. Das Gleiche konnte nach der Injektion von 1,25 mg Brucin beobachtet werden, nachdem die Tiere die letzten 20 Stunden trocken im hellen, 10° warmen Zimmer gehalten worden waren und nach dieser Frist wieder 1 Stunde im seichten Wasser sich befanden. Das Kontrolltier hatte sich dabei nur wenig, oder fast nicht, das Brucintier aber viel stärker verdunkelt. Diese stärkere Verdunkelung ist als eine gesteigerte Erregbarkeit gegenüber dem Feuchtigkeitsreiz zu deuten, welche infolge der Brucinwirkung eingetreten ist.

Bei den höheren Dosen von 2—5 mg gestalten sich die Erscheinungen insofern etwas verschieden, als bei diesen Brucingaben die Streckkrämpfe, je nach der Höhe der angewandten Dosis von mehr oder weniger ausgesprochenen Lähmungen von verschieden langer Dauer gefolgt sind, die wohl als Erschöpfungszustände angesehen werden können. Beobachtet man das Tier während des Krampfstadiums, das bei Dosen von 2—3 mg etwa 3 Stunden nach der Injektion stark ausgeprägt ist, dann kann man meist eine Aufhellung der Haut und entsprechende Ballung der Schwimmhautmelanophoren konstatieren, trotzdem sich Versuchs- und Kontrolltier in ganz seichtem Wasser im 17° warmen Zimmer befinden. Ist dagegen das Versuchstier nach 7 Stunden (p. i.) bereits gelähmt, was bei Dosen von 3,5—4 mg oder mehr der Fall ist, dann sind die Brucintiere dunkler als die Kontrolltiere. Die Schwimmhautmelanophoren zeigen entsprechende, gleichsinnige Unterschiede ihres Ballungszustandes. Bei großen Tieren kann aber selbst nach 4,5—5 mgr Brucin um diese Zeit die Lähmung noch fehlen und das Krampfstadium noch ausgesprochen sein. Unter diesen Verhältnissen zeigen dann die Versuchstiere eine mehr oder weniger ausgesprochene Aufhellung gegenüber den Kontrolltieren. Diese wechselnden Verhältnisse sind auch noch 24 Stunden nach der Injektion zu finden, trotzdem die Tiere die letzten 21 Stunden in der 12° warmen Dunkelkammer im seichten Wasser sich befunden haben. Haben die Versuchstiere die Lähmung zu dieser Zeit überwunden und befinden sich wieder im Krampfstadium, oder dem Stadium deutlich erhöhter Reflexerregbarkeit (gespreizte Haltung), dann sind die Versuchstiere dunkler als die Kontrolltiere, und dieser Zustand ist auch noch nach 29 Stunden (p. i.) zu konstatieren, trotzdem die Tiere die letzten 5 Stunden wieder im hellen, 17° warmen Zimmer, aber im seichten Wasser sich befunden haben. Nach 53 Stunden (p. i.) sind die beiden Tiere meist wieder gleich hell, wenngleich auch noch zu dieser Zeit gelegentlich Zeichen einer gesteigerten Reaktion auf koloratorische Reize bemerkbar sein können.

Besondere Beachtung verdient die beschriebene Verdunkelung der Brucintiere während der Lähmung und der späteren Stadien nach der vorhergegangenen Aufhellung im Kramfstadium. Ich will zwar in dieser Mitteilung auf den Angriffspunkt der einzelnen Alkaloide nicht eingehen, sondern muss die Beantwortung dieser Frage einer späteren Mitteilung vorbehalten, aber ich möchte doch schon an dieser Stelle hervorheben, dass die eben erwähnte Verdunkelung in zweifacher Weise beurteilt werden kann: einmal als Lähmungs- bezw. Erschöpfungserscheinung der Pigmentzellen oder deren nervösen Apparate, oder zweitens, was wahrscheinlicher ist und durch die Versuche an Eskulenten bestätigt wird, als gesteigerte Reaktion, da sich die Tiere während des Versuches in ganz seichtem Wasser befanden, so dass der Reiz der geringen Feuchtigkeit beim Brucintier bereits hinreichte, um eine Verdunkelung herbeizuführen, während er bei den Kontrolltieren dazu nicht stark genug war.

Von den neunzehn angestellten Versuchen ist nur ein einziger vollständig resultatlos verlaufen.

An *Rana esculenta* wurden 18 Versuche angestellt, welche eine komplizierte Wirkung des Brucins auf den koloratorischen Apparat erkennen ließen. Nach Injektion von 0,5 mg Brucin trat innerhalb von 5 Minuten eine vollständige motorische Lähmung ein, ohne dass vorher auch nur der geringste Aufregungszustand zu beobachten gewesen wäre. Krämpfe wurden niemals beobachtet, auch nicht während des Abklingens der Lähmung. Im Anfang des Lähmungsstadiums konnte eine bald vorübergehende geringfügige Verdunkelung des Versuchstieres gegenüber dem Kontrolltier beobachtet werden, während die Tiere fast trocken, im hellen, 12° warmen Zimmer gehalten wurden. Die Lähmung war nach 48 Stunden (p. i.) verschwunden; während der ganzen 76 Stunden währenden Beobachtungszeit konnte kein sicherer Farbenunterschied, außer der erwähnten Verdunkelung, beobachtet werden.

Nach Injektion von 1,0—2,5 mg Brucin zeigten sämtliche Versuchstiere schon nach wenigen Minuten eine vollständige motorische Lähmung wiederum ohne jeden vorangegangenen Erregungszustand. Bei der Mehrzahl der Versuchstiere trat eine Verdunkelung gegenüber den Kontrolltieren ein, die manchmal sehr bedeutende Grade erreichte, manchmal wohl deutlich, aber nicht sehr stark war. Diese Verdunkelung der in ganz seichtem Wasser, fast trocken im hellen, 12,5° warmen Zimmer gehaltenen Tiere war bis zu 5—6 Stunden (p. i.) zu beobachten. Nur in einem Falle nach Injektion von 2 mg bei einem Weibchen fehlte sie vollständig; dieses Tier war während der ganzen Versuchsdauer heller als das Kontrolltier. Zwischen 7. und 8. Stunde (p. i.) waren alle Versuchstiere, bis auf eine Ausnahme (♀ mit 1,5 mg) heller als die Kontrolltiere und diese Aufhellung, die nicht sehr hochgradig, aber wohl deutlich er-

kennbar war, blieb bis 24 Stunden (p. i.) bestehen, nachdem die Tiere die letzten 18 Stunden im hellen, 13° warmen Zimmer, fast trocken gehalten worden waren. Nach einem folgenden zweistündigen Aufenthalt in seichtem Wasser, im hellen, 13° warmen Zimmer, waren alle Versuchstiere mit Ausnahme eines einzigen (♀ mit 2 mg) dunkler als die Kontrolltiere. Die Lähmung war bei diesen Brucindosen nach 54 Stunden (p. i.) noch voll ausgeprägt und erst nach 78—85 Stunden (p. i.) im Abklingen bezw. verschwunden.

Nach Injektion von 3—5 mg Brucin trat fast unmittelbar nach der Injektion die Lähmung ein, welche mit einer Verdunkelung der Versuchstiere einherging; die um so intensiver ist, je höher die injizierte Alkaloiddosis war. Nach 8 Stunden (p. i.) war die Verdunkelung der Versuchstiere noch deutlich vorhanden, wenngleich auch schon im Rückgange begriffen. Bei der nach 23—24 Stunden (p. i.) vorgenommenen Untersuchung waren die Versuchstiere stets heller als die Kontrolltiere, nachdem die Tiere die letzten 17 Stunden fast trocken, im hellen, 13° warmen Zimmer gehalten worden waren. Ein zweistündiges Verweilen im seichten Wasser zwischen 24. bis 26. Versuchsstunde bewirkte bei den mit 3 mg injizierten Tieren wie bei den vorher geschilderten Versuchen ein stärkeres Dunkeln des Versuchstieres als des Kontrolltieres. Dagegen waren die mit 3,5—5,0 mg Brucin behandelten Tiere selbst im seichten Wasser stets heller als die Kontrolltiere.

Ein 22stündiger Aufenthalt der Tiere im seichten Wasser in der 15° warmen Dunkelkammer (26. bis 48. Stunde p. i.) hatte bei den niederen Dosen von 0,5—2,0 mg keinen sicheren Erfolg, dagegen war bei Dosen von 2,5—3,0 mg das Versuchstier dunkler als das Kontrolltier, hingegen war bei Dosen von 3,5—5,0 mg das Versuchstier stets bedeutend heller als das Kontrolltier.

Die nach der Lähmung des Versuchstieres eingetretene Verdunkelung kann unmöglich mit der motorischen Lähmung und der durch diese hervorgerufenen Dyspnoe in direkte Beziehung gebracht werden. Ich möchte sie vielmehr als eine direkte Alkaloidwirkung auf den koloratorischen Apparat ansehen. Die während des späteren Lähmungsstadiums beobachtete stärkere Aufhellung des Versuchstieres ist ebenso wie die stärkere Verdunkelung der Brucintiere nach dem Einbringen in seichtes Wasser nur als eine gesteigerte Reaktionsfähigkeit des koloratorischen Apparates auf den Trocken- bezw. Feuchtigkeitsreiz anzusehen. Das gleiche gilt für das Verhalten der Brucintiere in der Dunkelkammer, so dass wir dem Brucin auch eine Steigerung der photischen Reizbarkeit des koloratorischen Apparates zuerkennen müssen. In höheren Dosen (von 3,5 mg an) übt aber das Brucin eine direkte Aufhellungswirkung aus, denn hier waren die Brucintiere stets heller als die Kontrolltiere und zwar unter Versuchsbedingungen,

die bei normaler oder gesteigerter Erregbarkeit des koloratorischen Apparates eine starke Verdunkelung der Versuchstiere hätten herbeiführen müssen.

In den Versuchsergebnissen treten zwischen den beiden *Rana*-Arten besonders merkwürdige Reaktionsverschiedenheiten hervor. Als auffallendste Erscheinung muss hervorgehoben werden die bei *Rana esculenta* sofort eintretende Lähmung, während *fusca*-Exemplare eine sich steigernde Reflexerregbarkeit aufweisen, die nach 2—3 Stunden zu allgemeinen Reflexkrämpfen führt. Aber auch der koloratorische Apparat zeigt bemerkenswerte Reaktionsverschiedenheiten bei den beiden Froscharten. Bei *fusca* tritt nur eine Aufhellungswirkung auf, welcher eine Erregbarkeitssteigerung des koloratorischen Apparates nachfolgt. Bei *Rana esculenta* ist anfänglich eine Verdunkelungswirkung des Alkaloides zu konstatieren, und nur die höchsten Dosen haben später eine direkte aufhellende Wirkung. Diese hervorgehobenen Unterschiede sind gewiss interessante Beispiele physiologischer Artverschiedenheiten und Artmerkmale.

Da es sich in meinen Versuchen um ein älteres Brucinpräparat handelt, so möchte ich nicht behaupten wollen, dass rein dargestelltes Brucin die beschriebenen Wirkungen hat, zumal die käuflichen Alkaloide immer Mischungen verschiedener Alkaloide sind. Worauf es mir vielmehr ankommt, ist, dass die beiden *Rana*-Arten nach Injektion ein und derselben Lösung verschieden reagieren, also mindestens eine elektive Reaktionsfähigkeit gegenüber ein und demselben Substanzgemisch besitzen.

Cocain.

Die 7 an *Rana fusca* angestellten Versuche zeigten nachstehenden Verlauf. Nach der Injektion von 1 mg Cocain konnte bei der nach 1—$1^1/_2$ Stunden (p. i.) vorgenommenen Untersuchung eine Lähmung des Versuchstieres konstatiert werden, die einer vorangegangenen kurzdauernden Erregungsperiode folgte, welche von einer deutlichen Aufhellung der Haut und entsprechenden Ballung der Schwimmhautmelanophoren begleitet ist. Sobald die Lähmung vorübergegangen ist, was nach ungefähr 3 Stunden (p. i.) der Fall war, bleibt eine geringfügige Aufhellung noch bestehen, die aber sehr bald verschwindet und nur eine mäßig gesteigerte Reaktionsfähigkeit gegen Feuchtigkeit und Temperatur zurücklässt, welche allerdings noch bis 70 Stunden, ja sogar bis 100 Stunden nach der Injektion erhalten sein kann. Ganz analog verhalten sich die Tiere bei steigenden Dosen bis zu 5 mg, wo die Lähmung und die sie begleitende Aufhellung einmal sogar bis zur 24. Stunde (p. i.) nachweisbar war. In diesem Falle war sogar nach 114 Stunden die gesteigerte Empfindlichkeit gegen koloratorische Reize noch vorhanden.

An *Rana esculenta* wurden 10 Versuche angestellt. Im großen und ganzen sind die Versuchsergebnisse die gleichen wie bei *Rana fusca*, doch habe ich den Eindruck gewonnen, als ob *Rana esculenta* in etwas geringerem Grade gegen Cocain empfindlich wäre. Ich möchte aber diese Frage noch nicht für definitiv entschieden erklären, da das untersuchte Material mir nicht zahlreich genug erscheint. Bei allen Versuchen an *Rana esculenta* wurde bei der nach $1^1/_2$—2 Stunden (p. i.) stattgehabten Untersuchung eine Lähmung des Versuchstieres konstatiert, welche von einer deutlichen Aufhellung der Hautfarbe und entsprechender Ballung der Schwimmhautmelanophoren begleitet wird. Die Tiere befanden sich seit der Injektion im ganz seichten Wasser im hellen, 15° warmen Zimmer. Je nach der Größe der injizierten Cocaindosis ist die Lähmung nach 4 Stunden (p. i.) verschwunden wie z. B. bei Dosen bis zu 4 mg, während sie bei Dosen von 5—10 mg um diese Zeit noch vorhanden war. Nach 7 Stunden (p. i.) ist aber auch bei diesen Dosen die Lähmung bereits verschwunden, die Aufhellung der Versuchstiere gegenüber den Kontrolltieren ist dann nur mehr oder weniger angedeutet, oder sie kann bereits ganz fehlen. Jedoch habe ich sie auch noch bis zu 20 Stunden (p. i.) beobachtet. Eine gesteigerte Empfindlichkeit gegen alle koloratorischen Reize war bei den Cocaintieren sogar noch bis 72 Stunden nach der Injektion nachweisbar. Besonders hervorgehoben muss aber werden, dass die nach Cocaininjektion eintretenden Farbenveränderungen zwar nicht sehr stark, aber doch deutlich sind, so dass sie mit Sicherheit beobachtet werden können. Das gilt nicht nur für *Rana esculenta* sondern auch für *Rana fusca*. (Schluss folgt.)

W. Nagel. Handbuch der Physiologie des Menschen.

Bd. I. 2. Hälfte. — Bd. II. 1. Hälfte. — Bd. III. 2. Hälfte. — Bd. IV. 1. Hälfte. Braunschweig. F. Vieweg u. Sohn. 1905 u. 1906.

Von dem von W. Nagel herausgegebenen Handbuch, dessen zuerst ausgegebener Bd. III im Centralbl. XXV, 557 angezeigt worden ist, sind inzwischen wiederum drei Halbbände ausgegeben worden. Entsprechend der Aufgabe, welches sich dieses Handbuch stellt, in erster Linie dem Physiologen von Fach zu dienen, in zweiter Linie allen denen, deren Fachwissenschaft der physiologischen Einzelkenntnis bedarf, ist der Hauptnachdruck auf die Darstellung vieler speziellen Einzelheiten gelegt, hinter welche die großen Züge der wissenschaftlichen Gesamtdarstellung zuweilen zurücktreten. Hervorheben möchte ich aus diesem Bande außer dem schon früher gewürdigten Abschnitt des Herrn v. Kries noch den Abschnitt des Herrn Zoth, welcher der schwierigen Aufgabe, meist auf Grund eigener Forschungen, in vollem Maße gerecht wird.

Die 2. Hälfte des I. Bandes bringt aus der Feder des Herrn Tigerstedt in Helsingfors die Physiologie des Stoffwechsels und

die Wärmeökonomie des Körpers. Die 1. Hälfte des IV. Bandes enthält die Physiologie des Gehirns von A. Tschermak (jetzt) in Wien, des Rücken- und Kopfmarkes von O. Langendorff in Rostock, das sympathische Nervensystem von dem (inzwischen verstorbenen) P. Schultz in Berlin. Auch von diesen Abschnitten ist das gleiche zu sagen wie von den anderen.

Am meisten unterscheidet sich von den bisherigen Hand- und Lehrbüchern der Inhalt der 1. Hälfte des II. Bandes. Was hier geboten wird, ist entweder Ergebnis der Forschungen der letzten beiden Jahrzehnte oder es wurde in den Handbüchern der Physiologie nur kurz und nebenher behandelt und die breitere Ausführung den Lehr- und Handbüchern der Sondergebiete überlassen. Hier bietet H. Boruttau, jetzt in Berlin, eine fleißige und sorgfältige Zusammenstellung unserer Kenntnisse von der „inneren Sekretion" der Schilddrüse, Hypophysis, Nebenniere, Thymus, Milz und Pankreas, Nieren und Keimdrüsen. Nagel bearbeitete die Physiologie der männlichen, H. Sellheim in Freiburg die der weiblichen Geschlechtsorgane, R. Metzner in Basel die Absonderung und Herausbeförderung des Harns, O. Weiß in Königsberg die Beschaffenheit und Zusammensetzung des Harns. Die Heranziehung von Mitarbeitern aus Spezialgebieten hat hier, wie schon im ersten Bande, die breitere Ausführung veranlasst.

Somit ist in diesem Handbuch allen denen, welche sich über den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse auf verschiedenen Gebieten der Physiologie unterrichten wollen, ein sicherer Führer und ein wertvolles und nützliches Hilfsmittel geboten. J. R.

Warren Triennial Prize.

Massachusetts General Hospital.

The Warren Triennial Prize was founded by the late Dr. J. Mason Warren in memory of his father, and his will provides that the accumulated interest of the fund shall be awarded every three years to the best dissertation considered worthy of a preminm, on some subject in Physiology, Surgery, or Pathological Anatomy; the arbitrators being the Physicians and Surgeons of the Massachusetts General Hospital.

The subject for competition for the year 1907 is on Some Special Subject in Physiology, Surgery, or Pathology.

Dissertations must be legibly written, and must be suitably bound, so as to be easily handled. The name of the writer must be enclosed in a sealed envelope, on which must be written a motto corresponding with one on the accompanying dissertation.

Any clew given by the dissertation, or any action on the part of the writer which reveals his name before the award of the prize, will disqualify him from receiving the same.

The amount of the prize for the year 1907 will be $ 500.

In case no dissertation is considered sufficiently meritorious, no award will be made. Dissertations will be received until April 14, 1907.

A high value will be placed on original work.

Herbert B. Howard,
Resident Physician.

Boston, February, 1906.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVI. Bd. **1. Dezember 1906.** **№ 24.**

Inhalt: Tschermak, Über die Bedeutung des Hybridismus für die Deszendenzlehre. — Fuchs, Zur Physiologie der Pigmentzellen (Schluss). — Luciani, Physiologie des Menschen. Bd. II. — Register. —

Über die Bedeutung des Hybridismus für die Deszendenzlehre.

Von Professor Dr. Erich Tschermak.

(Vortrag gehalten bei der International Conference on Hybridisation and Plant Breeding der Royal Horticultural Society in London. August 1906.)

Bis vor wenigen Jahren ging die Meinung der Vertreter der Wissenschaft dahin, dass dem Hybridismus oder der Bastardierung keine sonderliche Bedeutung für die Erzeugung neuer Formen bezw. für die Deszendenzlehre zukomme. Die praktischen Züchter hingegen hatten schon seit langer Zeit die künstliche Kreuzung als ein Mittel kennen gelernt, welches in gewissen Fällen anscheinend neue Formen hervorzubringen vermag. Allerdings schien hier keinerlei Gesetzmäßigkeit zu obwalten. Schon um sich die geschäftliche Verwertung der zufällig erreichten Glücksfälle zu sichern, wurde seitens vieler Züchter der Schleier des Geheimnisses über die Herkunft ihrer neuen Produkte gebreitet. Infolgedessen wird noch heute gewiss so manche Form zu Unrecht aus Reklamezwecken als Hybrid oder Bastard bezeichnet; andererseits sind manche Neuheiten, deren Provenienz nicht angegeben wurde, mit Sicherheit oder Wahrscheinlichkeit auf eine absichtliche oder eine ungewollte Fremdbestäubung zurückzuführen. Die Erfahrung, dass Artbastarde in der Regel keine oder nur sehr geringe Fruchtbarkeit besitzen, und dass ihre event. Nachkommen nicht selten Rückschläge zu der Mutterform oder Vaterform aufweisen, hatte wohl zu der früher

gekennzeichneten Geringschätzung des Hybridismus geführt. Allerdings beschrieben bereits Gärtner, Charles Darwin und Focke an Bastarden das Auftreten anscheinend neuer Eigenschaften, welche sie jedoch ausschließlich als Rückschläge auf eine der Stammformen, als Atavismen betrachteten.

Neben dieser historischen oder reproduktiven Seite ist gegenwärtig jedoch auch eine direkt produktive Rolle des Hybridismus in der Erzeugung neuer Formen und Kombinationen festgestellt. So resultieren zunächst nach dem Mendel'schen Gesetze, welche sich heute ja als bereits allgemein bekannt voraussetzen darf, bei Erzeugung von Rassenbastarden alle möglichen Kombinationen der elterlichen Merkmale[1]). Von diesen Produkten der Spaltung mögen einzelne beim ersten Anblicke als Neuheiten imponieren: sie sind es jedoch nur nach der Kombination, nicht nach der Qualität der Merkmale. Selbst diese Beschränkung erscheint — allerdings nur für das Auge des Laien — aufgehoben in jenen interessanten Fällen, in denen sich an den Hybriden scheinbar einfache Merkmale der Eltern in mehrere Komponenten aufgelöst und diese haben Komponenten wieder nach der Mendel'schen Regel in Kombination getreten sind. Diese Erscheinung, welche Bateson als „analytical variation of compound characters or allelomorphs" bezeichnet, findet sich besonders an Farbenmerkmalen (de Vries, Tschermak, Bateson, Correns u. a.). Auch der umgekehrte Fall: Zusammenfügung oder Synthese bisher verteilter Komponenten zu einer scheinbar neuen Einheit ist möglich: die synthetical variation of unit-characters nach Bateson.

In Parenthese sei hier die Frage gestreift, ob die Mendel'sche Wertigkeit eines Merkmals — ich meine sein Verhalten als dominant oder als rezessiv — einen Schluss auf das phylogenetische Alter gestattet. Gegenüber der öfters anzutreffenden Neigung, den dominierenden Charakter ohne weiteres als den älteren anzusehen, habe ich schon mehrfach[2]) betont, dass eine solche Beziehung zwar gewöhnlich, aber keineswegs ausnahmslos zutrifft. Nicht bloß kann die Wertigkeit mit der jeweiligen Rassenkombination wechseln, es können auch sicher „junge" Merkmale dominieren, beispielsweise die von Rimpau als Kreuzungsnovum erhaltene Grannenlosigkeit[3]) der Gerste über den Besitz von Granne oder Kapuze, oder die Caly-

1) Dafür, dass auch monströse Bildungen „mendeln", gibt es bereits manche Beispiele auf botanischem wie auf zoologischem Gebiete. Nach meinen Versuchen zeigt z. B. die Fasziation bei *Pisum* als rezessiv gegenüber der normalen Stengelentwickelung typisch Mendel'sches Verhalten, ebenso die zusammengesetzte Ährenform bei Weizen und Gerste (*Triticum compositum, Hordeum compositum* — bei Roggen nicht erblich!) gegenüber der einfachen Ährenform.

2) Zeitschrift für das landw. Versuchsw. in Öst. 1901, S. 1037. — Beih. z. Bot. C. Bl., Bd 16, H. 1, 1903, S. 16–17.

3) Mit derselben ist der kryptomere Besitz von Granne verknüpft.

canthemie über die normale Blütenbildung bei Primeln und Campanulaceen (vgl. Bateson's Resultate an Hühnerhybriden, 1902).

Schon durch die Möglichkeit einer Produktion neuer Mendel'scher Kombinationen von Merkmalen und Merkmalskomponenten besitzt der Hybridismus gewiss eine erhebliche Bedeutung für die Bildung neuer Rassen. Vor allem vermag er aus zwei vielfach verschiedenen Eltern eine Menge sogen. Zwischenformen zu entwickeln — ein Moment, welches sowohl für die züchterische Praxis als für die Deszendenztheorie sehr wichtig ist. Hybridogene Zwischenformen sind augenscheinlich in großer Anzahl in der Kultur durch unbeabsichtigte Kreuzung entstanden, von den künstlich erzogenen Bastarden ganz abgesehen. Aber auch von denjenigen Arten, welche in der freien Natur unter gleichen äußeren Bedingungen eine ganze Anzahl konstanter Rassen aufweisen, dürften so manche ihren Formenreichtum zum Teile wenigstens einer einstigen Kreuzung weitabstehender Rassen und einer Mendel'schen Aufspaltung verdanken.

Bei rein Mendel'schem Verhalten erweist sich eine hybridogene Reihe von Zwischenformen, sobald man auf die einzelnen Merkmale achtet und nicht bloß den Gesamteindruck ins Auge fasst, als eine diskontinuierliche — im Gegensatze zu einer solchen, wie wir sie aus Individuen zusammenstellen können, welche durch spontane kontinuierliche Variation voneinander verschieden sind. Allerdings liefert die Spaltung in gewissen Kreuzungsfällen, welche nicht genau dem Mendel'schen Schema folgen, sondern sich dem Zeatypus nach Correns anschließen, eine ganze Reihe kontinuierlicher Zwischenformen, welche gleichzeitig beide elterlichen Merkmale in verschiedenem Verhältnisse gemischt an sich tragen. Ich habe solche Übergangsreihen speziell erhalten bei Kreuzung von grannen- und kapuzentragenden Gerstenrassen mit grannenlosen, ferner bei Kreuzung von Gersten mit verschiedener Zeilenzahl speziell bezüglich des Grades der Fertilität der seitlichen Ährchen, sowie bei Roggen und Weizen bezüglich Ährentypus und Samenform.

Allerdings scheinen die Zwischenformen alle weiter zu spalten, aber nicht alle im gleichen Sinne. Es scheint also unter den Produkten einer unreinen oder abgestuften Spaltung, wenigstens in gewissen Fällen, wieder Gruppen von verschiedener Vererbungsweise zu geben. Und zwar erscheint in jeder Gruppe das vorwiegend ausgeprägte Merkmal an Vererbungskraft bevorzugt: die Mischlinge mit nur schwach entwickelter Kapuze bezw. Granne liefern nur mehr wenig Deszendenten mit vollausgebildeter Kapuze bezw. Granne.

Ich habe bisher nur von kontinuierlichen Übergangsreihen gesprochen, wie sie bei unreiner Spaltung von der zweiten Generation ab — von dem einfachen Mendel'schen Schema abweichend — resultieren. Ich habe aber auch anscheinend ähnliche Abstufungen

unter Primel-, Verbenen- und Rübenhybriden erster Generation beobachtet, doch erscheinen mir diese Fälle noch nicht hinlänglich klar, um weitere Details hier vorzubringen. Mehrgestaltigkeit (Pleiotypie) schon in der ersten Generation und Konstanz jeder einzelnen Form bildet das Charakteristikum der Hieracienbastarde nach Mendel, sowie der sogen. Macfarlane'schen Hybriden überhaupt, unter anderen auch der Hybriden zwischen den *Oenothera*-Mutanten von de Vries[1]). De Vries betrachtet bekanntlich ein solches Verhalten als Hinweis auf eine spezifische Verschiedenheit der betreffenden Formen oder Merkmale, ein Mendel'sches Verhalten hingegen als Ausdruck einer bloßen Rassenverschiedenheit.

Hier seien auch solche Kreuzungsfälle (z. B. *Triticum vulgare* × *Tr. polonicum*) erwähnt, in denen die Spaltung der zweiten Generation das eine Elternmerkmal, z. B. den Spelzencharakter der einen Elternform, zwar in einer ganzen Reihe von Ausbildungsstufen hervortreten lässt, nach meinen bisherigen Erfahrungen jedoch keinen oder fast keinen absolut reinen Vertreter des anderen Merkmales, z. B. des Spelzencharakters von *Triticum vulgare* hervorbringt. Ähnliches gilt für die dichte Ährchenstellung bei Kreuzungen von gewissen Squarehead-Weizenformen mit ganz bestimmten schmalährigen Formen; ebenso resultiert aus der Verbindung *Triticum vulgare* × *Tr. dicoccum* nie wieder reines *Tr. dicoccum*[2]). Auch in den folgenden Generationen wurde das eine Elternmerkmal nie mehr ganz rein, d. h. von der Beimengung einer mehr oder minder deutlichen Spur des anderen frei[3]); die spurweise „verunreinigten" Deszendenten erwiesen sich als sofort konstant (die Prüfung derselben auf Kryptomerie ist bereits in Angriff genommen).

Am sinnfälligsten äußert sich die produktive Bedeutung des Hybridismus in der sprungweisen Hervorbringung wirklich neuer Formen durch Kreuzung, welche nicht einfach als Kombinationen solcher Merkmale aufgefasst werden können, wie sie die beiden Eltern zur Schau tragen. Man darf diese Fälle als Hybridmutationen bezeichnen.

Schon vor Jahren konnte ich mitteilen, dass sich in nicht wenigen Fällen solche Kreuzungsnova gesetzmäßig und zwar in Mendel'schen Zahlenverhältnissen hervorbringen lassen. Nur nebenbei sei bemerkt, dass in anderen Fällen irregulär Kreuzungsnova

1) Extreme Fälle (Monotypie-Konstanz, Monolapsis) dieser Art stellen die Faux-Hybrides von Millardet dar.

2) Nach Mitteilung Biffen's (bei der International Conference 1906) hinzugefügt.

3) Dieser Fall ist wohl zu unterscheiden von allgemeiner Dominanz oder Halbdominanz und sofortiger Konstanz eines Merkmales (Macfarlane'scher Grenzfall, Monolepsis, vgl. die Fauxhybrides Millardet's). Ich beabsichtige diesem Vererbungstypus, welcher gewiss geeignet ist, Zweifel an einer Reinheit der Gameten in diesem Falle zu erwecken, eine gesonderte Darstellung zu widmen.

zum Vorschein kamen. Es gibt nämlich, wie meine Versuche und die damit völlig übereinstimmenden Beobachtungen von Bateson und Saunders zeigten, gewisse Rassen von Erbsen (*Pisum arvense*), Bohnen, Levkojen und Gerste, welche bei Inzucht völlig konstant bleiben, bei Kreuzung mit einer oft ganz beliebigen fremden Rasse jedoch neue Merkmale hervortreten lassen. Für solche Formen habe ich die Bezeichnung kryptomer vorgeschlagen. In den von mir studierten Fällen erscheinen nicht beide Eltern gleichmäßig an dem Novum beteiligt; vielfach verrät sich bei der einen Elternform der latente Besitz schon gelegentlich und andeutungsweise durch spontane Variation. Der andere Elter spielt dabei die Rolle eines auslösenden Aktivators oder Komplements. Die Mendel'schen Zahlenverhältnisse legen den zuerst von Correns ausgesprochenen Schluss nahe, dass in diesen Fällen zwei Merkmalspaare: nämlich Besitz und Mangel der Merkmalsanlage bezw. des Aktivators zu unterscheiden sind. Diese regulären Hybridmutationen sind als degressiv oder als retrogressiv im Sinne von de Vries zu bezeichnen, da dabei ein einseitiger Verlust oder Gewinn eintritt, nicht eine vielseitige Veränderung, wie bei den progressiven Spontanmutationen von *Oenothera Lamarckiana*. Wenn Merkmale des von Grundtypus anzunehmenden *Pisum arvense*, — beispielsweise Rotblüte, Blattmakel, dunkelbraune Samenschale Runzelform der Samen — bei Kreuzung von atypischen Defektrassen des *Pisum arvense* (mit Rosablüte, Makellosigkeit, gezeichneter oder heller Samenschale, glatten Samen) und beliebigen Sativumrassen plötzlich und unerwartet hervortreten, so liegt zweifellos ein Hybridatavismus vor. In anderen Fällen jedoch handelt es sich mit Sicherheit um eigentliche Neuheiten, speziell um hybridogene Defektmutationen, z. B. Albinismus. Es ist demnach recht wohl annehmbar, dass in der Geschichte der organischen Formenwelt der Hybridismus nicht selten die Bildung neuer Rassen, vielleicht sogar den Eintritt progressiver Mutationen ausgelöst hat. — Nebenbei bemerkt berechtigen meine, Saunder's und Bateson's Erfahrungen an Matthiolahybriden (ebenso an Gerstenhybriden) zu dem Zweifel, ob die Produktion absolut reiner Gameten im Sinne Mendel's allgemein zutrifft und ob nicht vielmehr — wenigstens in gewissen, als Kryptohybridismus bezeichneten Fällen — eine Doppelveranlagung mit wesentlicher Prävalenz des einen oder des anderen Charakters — so speziell eine Latenz, nicht ein völliges Fehlen des dominierenden Merkmals an rezessivmerkmaligen, bei Inzucht konstanten Mischlingsdeszendenten[1]) — vorkommt. Doch wird man

1) Auch in diesen Fällen scheint eine neuerliche Fremdkreuzung das latente stammelterliche Merkmal — mit regulärer Mendel'scher Wertigkeit (als dominierend, mitdominierend, rezessiv, mitrezessiv) oder unter Pleiotypie in der ersten

einerseits mit einer solchen weittragenden Konsequenz vorsichtig sein müssen; andererseits aber wäre es gewiss schädlich, wollte man die Reinheit der Gameten zu einem Satze stempeln, an dem kein Zweifel erlaubt wäre[1]).

Soweit die eben geschilderten hybridogenen Nova oder Mutationen als Atavismen aufzufassen sind, haben sie deszendenztheoretische Bedeutung. Die Kreuzung erweist sich ja in diesen Fällen als ein Mittel, gewisse scheinbar verschwundene stammelterliche Merkmale zu reaktivieren und dadurch über die Abstammung der gegenwärtigen Form Aufschluss zu geben. Andererseits lässt sich durch die Hybridmutationen, speziell durch die ganz regulär auslösbaren — ähnlich wie durch die spontanen Variationen und Mutationen —, das Produktionsvermögen der einzelnen Art überhaupt ermessen, ihr sogen. äußerer Formenkreis (Goebel, Celakowsky, Heinricher, de Vries) abgrenzen. Die Kreuzung ist ja heute als ein Mittel erkannt, experimentell den Zustand einzelner Merkmale sowohl in aufsteigender Richtung von Latenz zu Vollaktivität als auch umgekehrt in absteigender Richtung zu verändern[2]).

Auch über die phylogenetische Beziehung zweier gegebener Formen verspricht die Kreuzung auf Grund der Vererbungsweise der Unterscheidungsmerkmale Aufschlüsse zu geben. Die Bemühung der älteren Experimentatoren, auf diesem Wege die spezifische Gemeinschaft oder Verschiedenheit festzustellen, sind ja allgemein

---

Generation — reaktivieren zu können. Beispiele: Behaarung oder Pigmentierung an glatten oder weißen oder anders pigmentierten Deszendenten aus glatt × behaart bezw. weiß × bunt bei *Matthiola*: Tschermak, Bateson. Vgl. auch die Beobachtungen von Cuénot, Haake, Guaita, Castle (1903), Castle und Allen (1903), Bateson (1903) an Maushybriden, wie jene von Darbeshire und Hurst. — T. H. Morgan (Science XXII, 1905 und Biol. Centralbl. XXVI, 1906, S. 289) vertritt ganz allgemein die Hypothese von der Unreinheit der Gameten bei Hybriden (d. h. Doppelveranlagung mit Prävalenz oder Dominanz der einen Anlage gegenüber der anderen — Produktion beider Gametenarten im allgemeinen in gleicher Anzahl). Er betrachtet die bei Inzucht bereits konstanten manifest-dominantmerkmaligen Mischlingsdeszendenten („extracted dominants") allgemein als latent rezessivmerkmalig, die manifest-rezessivmerkmaligen („extracted recessives") als latent-dominantmerkmalig, somit alle diese Spaltungsprodukte als Kryptohybriden in dem zuerst von mir (1903, Oktober) aufgestelltem Sinne. Man vergleiche ferner die bezüglichen Anschauungen von de Vries (dargestellt in meiner Abhandlung 1903, l. c., S. 23), sowie die Theorie von J. Groß (Über einige Beziehungen zwischen Vererbung und Variation. Biol. Centralbl. 1906, Bd. XXVI, Nr. 13—18), derzufolge in den mendelnden Fällen bei der Rekonstituierung der Chromosomen vor der Reifungsteilung der Sexualzellen reine, in den Fällen intermediärer Hybriden unreine, d. h. aus einem väterlichen und einem mütterlichen Antheren zusammengesetzte Kernschleifen gebildet werden.

1) Diesen Standpunkt habe ich bereits 1903 vertreten. Beih. z. Bot. C. Bl., Bd. 16, H. 1, 1903, Okt., S. 20 u. 25. — Vgl. auch Zeitschr. f. das landw. Versw. in Öst., 1904, S. 23; Archiv f. Rassen u. Ges. Biol, 2. Jahrg., 5. u. 6. H., 1905.

2) Vgl. meine Mitteilungen in der Zeitschr. f. d. landw. Versuchsw. in Österreich 1904.

bekannt. Ebenso die Unterscheidung von rassialen oder mendelnden Merkmalen (mit sogen. bisexueller Kreuzungs- oder Vererbungsweise) und von spezifischen Merkmalen (mit sogen. unisexueller Kreuzungs- oder Vererbungsweise nach Macfarlane), wie sie de Vries in seinem Werke durchgeführt hat. Ich will hier aus meinen Beobachtungen nur folgende Sätze hinzufügen:

Nicht bloß die Hybriden verschiedener Kulturformen, sondern auch die Hybriden von Kulturformen und Wildformen bezw. mutmaßlichen Stammformen, wie ich sie im großen Maßstabe beim Getreide erzeugt habe — beispielsweise *Secale cercale* × *Secale montanum* (und reziprok), *Hordeum spontaneum* × Kulturformen der Gerste, Weizen × *Aegilops* (und reziprok) folgen dem Mendel'schen Gesetze, wahrscheinlich ein Beweis dafür, dass diese Kulturformen[1]) durch diskontinuierliche, nicht aber durch kontinuierliche Variation und Selektion aus der Wildform hervorgegangen sind[2]).

Das Mendel'sche Verhalten hat sich ferner nicht allein als gültig erwiesen für sogen. Organisationsmerkmale, sondern auch für sogen. adaptive Charaktere, z. B. für die Länge der Vegetationsperiode. So ergab die Kreuzung von Winterroggen und Sommerroggen eine gleichförmige intermediäre erste Generation mit Prävalenz des Sommertypus. Wurde die erste Generation und zweite Generation im Sommer gebaut, so resultierte das Spaltungsverhältnis Sommertypus (schossend) : Wintertypus (sitzend), beim Ausschossen gezählt 2,5 : 1, bei der Ernte gezählt 4,5 : 1, im Durchschnitt 3,1 : 1. Bei Winteranbau der ersten und Sommeranbau der zweiten Generation nahmen die Vertreter des Wintertypus zu, das Spaltungsverhältnis änderte sich auf 1,98 : 1. Von noch größerem Einflusse

1) Im Vergleich zum Mendel'schen Verhalten der Kulturrassen gleicher Spezies habe ich nicht bloß Kreuzungen zwischen Wildrassen und Kulturrassen, sondern auch zwischen verschiedenen Wildformen von gleicher Spezies begonnen, z. B. *Anagallis arvensis* × *coerulea*.

2) Auch meine Kreuzungen unter der zu Bastardierung besonders geeigneten Familie der *Hordecae* verfolgen neben anderem das Ziel über die Frage der systematischen Verwandtschaft Aufschluss zu erlangen. — Kreuzung kontinuierlicher Varianten, z. B. verschiedener Grade von Purpurpigmentierung der Fruchthüllen zeigen nach meinen Erfahrungen kein Mendel'sches Verhalten. — Ich habe zu wiederholten Malen (Weitere Beiträge. Zeitschr. f. d. landw. Versuchsw. in Österreich 1901, S. 652—654; Über die gesetzmäßige Gestaltungsweise der Mischlinge. Ebenda 1902, S. 795, 847; Der gegenwärtige Stand der Mendel'schen Lehre. Ebenda 1902, S. 23, D.S.A.; Beih. z. Bot. Centralbl. 1903, S. 17) das Nichtmendeln kontinuierlich-variativer Merkmale, das Mendeln diskontinuierlich-mutativer Merkmale ausdrücklich hervorgehoben. Allerdings muss heute bei dieser These der Vorbehalt gemacht werden, dass die Anwendung des Johannsen'schen Linsenprinzipes auf diese Frage unter genauer Feststellung der Variationsweise der einzelnen, zur Kreuzung verwendeten Linsen noch aussteht. Ich muss daher für mich wie für Bateson (vgl. Report I. Roy. Soc. 1902) die Behauptung von J. Groß (l. c. S. 424): Es ist schwer zu fassen, wie alle Forscher an dieser Lösung des Rätsels vorübergehen konnten — entschieden ablehnen.

war es, ob die zweite Generation im Sommer oder im Winter gebaut wurde. Im Falle Winter, Winter, Sommer ergaben die typischen Spalter[1]) der dritten Generation die Relation Schossend: Sitzend = 1 : 10,5, im Falle Sommer, Winter, Sommer die ähnliche Relation 1 : 9,49; im Falle Sommer, Sommer, Sommer 3,4 : 1. Das adaptive Merkmal „Länge der Vegetationsperiode" lässt also bei seiner Mendel'schen Vererbungsweise die fortdauernde Beeinflussbarkeit durch die besonderen äußeren Faktoren deutlich erkennen.

Ich glaube, dass das Wenige, was ich hier anführen konnte, zu dem Schlusse genügt: der Hybridismus ist für die exakte Deszendenzlehre von nicht unerheblicher Bedeutung insoferne, als durch Kreuzung — ähnlich wie durch Anpassung, durch diskontinuierliche Variation oder Mutation, nach der älteren, neuerdings von Weismann, Plate, J. Groß vertretenen Anschauung auch durch kontinuierliche Variation und Selektion — neue Formen entstehen, aber auch stammelterliche Merkmale wieder auftreten können. Der Hybridismus stellt somit eine reiche Quelle von Formen dar und gestattet zudem nicht selten eine experimentelle Ahnenprobe[2]).

Zur Physiologie der Pigmentzellen.

Von R. F. Fuchs.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Erlangen.)

(Schluss.)

Coniin.

An *Rana fusca* wurden 14 Versuche angestellt, die zu nachstehendem Ergebnis führten. Bei sämtlichen Versuchen mit Ausnahme dreier konnte 1—$1^1/_2$ Stunden nach der Injektion eine deutliche Verdunkelung der Versuchstiere gegenüber den Kontrolltieren beobachtet werden. Die Tiere wurden in ganz seichtem Wasser, das gerade nur die abhängigsten Partien des Gefäßbodens bedeckt, also fast trocken, im 19° warmen hellen Zimmer gehalten. Die drei negativen Versuche rühren wohl davon her, dass die Tiere erst in der zwanzigsten Stunde nach der Injektion untersucht werden konnten.

---

1) D. h. die Deszendenten von Vertretern des „rezessiven" Wintertypus in der zweiten Generation; die sekundär angepassten bei Winteranbau der zweiten Generation durchgekommenen oder bei Sommeranbau der zweiten Generation nachträglich ausgeschossten Individuen zeigen ein anderes Spaltungsverhältnis (Sommer, Winter. Sommer 1 : 1,06; Winter, Sommer, Sommer 4,47 : 1), welches aber auch den Einfluss der Anbauweise deutlich erkennen lässt. Bezüglich der Details vergleiche meine Arbeit „Über Züchtung neuer Getreiderassen". II. Mitt. Zeitschr. f. d. landw. Versuchsw. in Öst. 1906.

2) Vgl. meine Aufsätze: Die Lehre von den formbildenden Faktoren. Jahrb. für Pflanzen- u. Tierzüchtung 1903. — Über Bildung neuer Formen durch Kreuzung. Verh. d. internat. Bot. Kongresses in Wien 1905.

also zu einer Zeit, in welcher die Verdunkelung schon wieder abgeklungen ist, wenn es sich nicht um Versuche mit sehr großen Dosen handelt, was bei den drei Tieren aber nicht der Fall war, da es sich um Dosen von 2—4 mg handelte.

Bei 1—2 mg Coniin ist die Verdunkelung nicht groß, immerhin aber deutlich sichtbar. Nach 2 Stunden 30 Minuten (p. i.) ist sie aber bereits wieder im Abklingen, oder schon ganz verschwunden. Die Schwimmhautmelanophoren zeigen nur ganz geringfügige Expansionserscheinungen; sie scheinen auf Coniin etwas weniger zu reagieren als die des übrigen Körpers. Nach Injektion von 1 mg Coniin sind Nachwirkungen auf die Reaktion der Pigmentzellen bereits in der 3. Stunde nach der Injektion nicht mehr zu finden, die Tiere hellen sich im Trockenen genau so stark auf wie die Kontrolltiere, ferner ist die Verdunkelung im seichten Wasser bei den Versuchstieren die gleiche wie bei den Kontrolltieren.

Bei Applikation von 3—7 mg Coniin ist die Verdunkelung der Versuchstiere eine entsprechend stärkere, sie ist nach 2 Stunden (p. i.) noch deutlich ausgesprochen. Die Expansion der Schwimmhautmelanophoren erreicht etwas stärkere Grade, sie können aus dem unregelmäßig kugeligen Ballungszustand in sternförmig verzweigte Zellen mit zahlreichen verzweigten Fortsätzen sich umwandeln. Ferner ist nach Anwendung dieser Dosen die Verdunkelung des Versuchstieres noch bis zur 19. Stunde (p. i.) beobachtet worden, obwohl die Versuchs- und Kontrolltiere während der letzten 13 Stunden vollkommen trocken im 19° warmen, hellen Zimmer gehalten wurden. Trotz dieses lange andauernden, intensiven Aufhellungsreizes haben sich die Versuchstiere nicht so stark aufgehellt wie die Kontrolltiere. Oft ist wohl eine ganz geringfügige Aufhellung im Trockenen zu beobachten, aber sie fehlt eben so oft vollkommen. Eine Nachwirkung des Coniins in Form einer gesteigerten Erregbarkeit der Versuchstiere auf koloratorische Reize konnte ich nach diesen Dosen nicht beobachten. Denn als die Tiere nach 5stündigem Aufenthalt im seichten Wasser 24 Stunden nach der Injektion untersucht wurden, zeigten die Versuchstiere keinen Farbenunterschied gegenüber den Kontrollieren. Ich möchte ferner erwähnen, dass nach der Injektion von 7 mgr. Coniin bereits nach 2 Stunden (p. 1) geringfügige Paresen der Skelettmuskeln beobachtet wurden. Eine ausgesprochene Lähmung war zu dieser Zeit noch nicht vorhanden, sondern es waren die Bewegungen des Tieres nur erschwert und außerordentlich träge. Ob später noch eine vollständige Lähmung zustande gekommen sein mag, kann ich nicht angeben, weil ich die Tiere erst wieder in der 19. Stunde (p. i.) untersuchen konnte, zu welcher Zeit auch von den früher beobachteten Paresen nichts mehr zu sehen war.

Bei Verwendung höherer Dosen, von 8—10 mg waren alle

bisher erwähnten Erscheinungen in wesentlich verstärktem Maße zu beobachten. Schon nach 1 Stunde 30 Minuten bis 1 Stunde 40 Minuten trat eine vollständige Lähmung des Versuchstieres ein, die mit einer entsprechenden Verdunkelung der Haut und Expansion der Schwimmhautmelanophoren verknüpft war, bei der höchsten verwendeten Dosis von 10 mg war die Expansion der Schwimmhautmelanophoren so stark, dass die vor der Injektion kugelig geballten Zellen nach 1 Stunde 47 Minuten (p. i.) sternförmige Gestalt angenommen hatten und dicht verzweigte zahlreiche lange Fortsätze aufwiesen, die sich berührten und Netze zu bilden begannen. 18—19 Stunden nach der Injektion waren die Unterschiede noch in voller Schärfe ausgebildet, trotzdem die Tiere die der Untersuchung unmittelbar vorangegangenen 16 Stunden im hellen, 19° warmen Zimmer trocken gehalten wurden. Auch ein nachfolgender 5stündiger Aufenthalt im seichten Wasser ließ den Unterschied nicht verschwinden, so dass nach 24 Stunden (p. i.) die Versuchstiere noch immer deutlich, wenn auch in etwas geringerem Grade als früher, dunkler sind als die unter gleichen Bedingungen gehaltenen Kontrolltiere. Nach 48 Stunden (p. i.) sind die Farbenunterschiede zwischen Versuchs- und Kontrolltier meist verschwunden, oder es sind nur noch geringe Reste einer Farbendifferenz auffindbar.

Die Versuchsergebnisse der 11 an *Rana esculenta* angestellten Versuche stimmen im wesentlichen mit den an *Rana fusca* gewonnenen überein. Bei Coniindosen von 1—4 mg konnte bereits nach 1 Stunde 30 Minuten eine Verdunkelung der Versuchstiere mit entsprechender Expansion der Schwimmhautmelanophoren beobachtet werden. Die Verdunkelung war nach 18, ja sogar noch nach 42 Stunden (p. i.) nachweisbar, trotzdem die Tiere die letzten 24—25 Stunden im hellen, 17° warmen Zimmer trocken gehalten wurden. Um diese Zeit beginnen aber die Färbungsunterschiede zu verschwinden. Bei einer neuerlichen Untersuchung 67 Stunden nach der Injektion, nachdem die Tiere die vorangehenden 24 Stunden im seichten Wasser zugebracht hatten, konnte ich keine gesetzmäßigen Unterschiede zwischen Versuchs- und Kontrolltieren auffinden. Zweimal konnte ich zu dieser Zeit eine gesteigerte Verdunkelung des Coniintieres im seichten Wasser beobachten. Ein mit 3 mgr. behandeltes Weibchen versagte vollständig, es zeigte keine Verdunkelung nach der Injektion.

Intensiver als bei den vorherbeschriebenen Versuchen waren die Erscheinungen nach Injektion von 5—10 mg Coniin. Hier trat von 6 mg an je nach der Größe des Tieres bereits nach 1 Stunde 30 Minuten bis 2 Stunden 30 Minuten (p. i.) eine Lähmung ein, die aber bei der 17 Stunden nach der Injektion vorgenommenen Untersuchung bereits wieder verschwunden war. Die Verdunke-

lung bestand aber nicht nur während des Lähmungsstadiums, sondern war nach 42 Stunden (p. i.) noch nachweisbar; ja bei einem großen Frosch (Weibchen) mit 9 mg Coniin trat die Lähmung erst sehr spät, zwischen 30—40 Stunden ein. Dieses Tier zeigte auch keine sehr deutliche Verdunkelung. Ein großes mit 10 mg behandeltes Weibchen ließ während der ganzen, 67 Stunden währenden Beobachtungszeit keine Lähmung erkennen, sie müsste denn gerade zwischen 51—60 Stunden eingetreten und wieder vollständig abgelaufen sein, wo eine Beobachtungspause stattfand. Trotzdem zeigte dieses Tier bis zur 42. Stunde nach der Injektion eine deutliche Verdunkelung gegenüber dem Versuchstier.

Da die Verdunkelung auch bei Dosen eintritt, die keine motorische Lähmung verursachen, so kann die Verdunkelung nicht auf die motorische Lähmung oder auf die infolge der gelähmten Lungenatmung eingetretene Dyspnoe bezogen werden. Ob es sich bei der Coniinwirkung um eine direkte Einwirkung des Alkaloides auf die Pigmentzellen, oder um eine Wirkung auf ihren nervösen Apparat handelt, muss einer späteren Mitteilung vorbehalten bleiben. Nur auf einen Punkt möchte ich hier noch hinweisen. Die Versuche mit niederen Dosen zeigten bei *Rana esculenta* deutlichere Ergebnisse als bei *Rana fusca*, ferner war die Coniinwirkung bei *Rana esculenta* stets von längerer Dauer als bei *Rana fusca*. Es reagiert mithin *Esculenta* intensiver auf Coniin als *Fusca*. Diese Unterschiede sind biologisch sehr bemerkenswert, weil sie wiederum darauf hinweisen, dass den morphologischen Unterschieden der beiden einander so nahe stehenden Arten auch physiologische Organisationsverschiedenheiten entsprechen, worauf noch öfter hingewiesen werden wird.

Eserin.

Die 12 an *Rana fusca* angestellten Versuche ergaben nur sehr geringfügige Farbenveränderungen, welche aber nicht regelmäßig auftraten, sodass ich wenigstens auf Grund der bisher angestellten Versuche einen gesetzmäßigen Farbenwechsel als Folge der Eserinwirkung zu beobachten nicht in der Lage war. Zwar konnte nach Injektion von 3—7 mg Eserin bei der nach 22 Stunden (p. i.) vorgenommenen Untersuchung eine mäßige Verdunkelung der Versuchstiere gegenüber den Kontrolltieren beobachtet werden, nachdem die Tiere die letzten 21 Stunden im ganz seichten Wasser, fast trocken, im dunklen 14° warmen Zimmer gehalten worden waren. Diese geringfügige Verdunkelung war auch noch nach 42 Stunden (p. i.) vorhanden, nachdem die Tiere die letzten 20 Stunden im 12° warmen Zimmer, im seichten Wasser zugebracht hatten; sie verschwand erst 66 Stunden nach der Injektion. Da aber der Farbenunterschied niemals sehr ausgesprochen war und

bei höheren Eserindosen, zwischen 8—10 mg nicht mehr regelmäßig eintrat, sondern nur einmal schwach angedeutet war, so halte ich mich nicht für berechtigt, ihn als gesetzmäßig anzuerkennen. Von den 12 angestellten Versuchen waren 4 vollständig negativ, einer nur andeutungsweise positiv (Verdunkelung) verlaufen, die übrigen 7 zeigten die beschriebene mäßige Verdunkelung, welche vielleicht nur als gesteigerte Erregbarkeit auf äußere koloratorische Reize zu deuten wäre, da sich die Tiere in seichtem Wasser bei Temperaturen von 12° und 14° befanden, es sich also hier um Einwirkung zweier verdunkelnder Reize handelt. Durch äußere Umstände war es mir unmöglich gewesen die Tiere zwischen 8.—20. Versuchsstunde zu beobachten. Es müsste denn sein, dass in diesem Zeitintervall die hauptsächlichsten Veränderungen gerade vor sich gegangen wären, eine Möglichkeit, die nicht von der Hand zu weisen ist. Ich muss deshalb die Versuche mit Eserin in diesem Punkte als unvollständig betrachten und sie bei der weiteren Fortführung der Arbeit ergänzen, was bis jetzt mir nicht möglich war.

An *Rana esculenta* wurden 10 Versuche angestellt. Davon verliefen 4 vollständig ergebnislos, während bei 6 eine geringfügige Verdunkelung der Versuchstiere gegenüber den Kontrolltieren beobachtet wurde, als ich die Tiere nach 43 Stunden (p. i.) untersuchte, nachdem sie die unmittelbar der Untersuchung vorangegangenen 23 Stunden in der 13° warmen Dunkelkammer im seichten Wasser gehalten worden waren. Bei der 3 und 18 Stunden nach der Injektion vorgenommenen Untersuchung konnte nur einmal nach 18 Stunden (p. i.) eine geringfügige Verdunkelung des Versuchstieres gegenüber dem Kontrolltier beobachtet werden. Es sind demnach die Versuche an *Rana esculenta* noch unsicherer als die an *Rana fusca* verlaufen, so dass ich vorläufig meine Ergebnisse wohl dahin zusammenfassen muss, dass nach Eserininjektionen eine gesetzmäßige Beeinflussung des Farbenwechsels nicht sicher nachgewiesen wurde.

Kurare.

Die 11 an *Rana fusca* angestellten Versuche ließen folgendes Verhalten erkennen: Nach der Injektion von 0,02—0,04 mg Kurare zeigten die im ganz seichten Wasser, fast trocken im hellen, 13° warmen Zimmer gehaltenen Versuchstiere nach 1 Stunde 20 Minuten (p. i.) eine stärkere Verdunkelung als die unter den gleichen Bedingungen befindlichen Kontrolltiere. Die Verdunkelung war zwar absolut genommen nicht sehr groß, aber immerhin deutlich. Bei einer Dosis von 0,02 mg war zu der genannten Zeit noch keine Lähmung eingetreten, während sie bei 0,04 mg bereits vorhanden war. Bei dem mit 0,04 mg behandelten Versuchstier war nach 4 Stunden 53 Minuten (p. i.) noch immer die vollständige Lähmung

vorhanden, aber es hatte sich trotzdem etwas aufgehellt. Diese Tatsache verdient deswegen ein besonderes Interesse, weil sie zeigt, dass die Verdunkelung keine Folge der Lähmung der Atemmuskeln und der dadurch bedingten Dispnoe der Tiere ist, welch' letztere ja nach Lister und Biedermann als ein Verdunkelungsreiz angesehen werden muss. In der 28. Stunde nach der Injektion waren die Verdunkelungserscheinungen vollkommen verschwunden; von da ab zeigte das Versuchstier genau die gleichen Farbenveränderungen wie das Kontrolltier. Ebenso war nach Injektion von 0,06 mg Kurare bei einem Weibchen nach 1 Stunde 14 Minuten eine, wenn auch nicht bedeutende Verdunkelung des Versuchstieres gegenüber dem Kontrolltier eingetreten. Das Versuchstier war vollständig gelähmt. Nach 24 Stunden 42 Minuten (p. i.) war das Versuchstier noch immer mitteldunkel, obwohl die Lähmung bereits nach 4 Stunden 53 Minuten (p. i.) nicht mehr beobachtet wurde. Die Tiere befanden sich die ganze Zeit über im ganz seichten Wasser, fast trocken im hellen, 13° warmen Zimmer. Nach 72 Stunden 43 Minuten (p. i.) war erst die ursprünglich mittel hellgraue Färbung des Versuchstieres zurückgekehrt. Bei einem Versuch mit 0,05 mg an einem Männchen war die Lähmung und Verdunkelung bereits nach 1 Stunde 10 Minuten (p. i.) beobachtet worden. Nach 27 Stunden 37 Minuten (p. i.) war die Lähmung bis auf geringfügige Paresen gewichen, aber die Verdunkelung war noch vollständig ausgeprägt. Erst bei der Untersuchung nach 47 Stunden 13 Minuten (p. i.) hatte sich das Tier wieder aufgehellt, nachdem die Tiere die letzten 19 Stunden im 19° warmen Zimmer trocken gehalten worden waren. Aber das Versuchstier war selbst dann noch viel dunkler als das Kontrolltier. Dieser Farbenunterschied bestand sogar noch nach 72 Stunden 37 Minuten (p. i.), nachdem die Tiere die letzten 24 Stunden im seichten Wasser im hellen Zimmer zugebracht hatten.

Das Gleiche gilt für Tiere, die mit Dosen von 0,1—0,2 mg Kurare behandelt worden waren. Nach der Injektion von 0,1 mg wich die Lähmung nach 27 Stunden (p. i.), die Verdunkelung aber erst nach 72 Stunden 57 Minuten. Bei Verwendung von 0,15—0,2 mg Kurare wurden die ersten, allerdings noch stark paretischen Bewegungen nach der vorausgegangenen vollständigen Lähmung erst nach 47 Stunden 17 Minuten (p. i.) beobachtet; die Verdunkelung verlor sich aber erst nach 72 Stunden 30 Minuten (p. i.) allmählich und konnte zu dieser Zeit, wenn auch nur noch in geringer Intensität, nachgewiesen werden. Ein 19stündiges Trockenhalten im 19° warmen Zimmer, sowie der darauffolgende 24stündige Aufenthalt der Tiere im seichten Wasser hatten also die Farbenunterschiede zwischen Versuchs- und Kontrolltier nicht zu verwischen vermocht.

Die Versuche mit noch höheren Kuraredosen von 0,3—0,5 mg unterscheiden sich nur durch die Intensität und Dauer der Veränderungen von den vorher beschriebenen Versuchen. Bei Anwendung dieser Dosen erreicht man die stärksten Farbenunterschiede, indem z. B. ein hellgraues Tier (Männchen), dessen Schwimmhautmelanophoren eckig, oder eckig mit Spitzen sind und nur vereinzelte sternförmige Zellen mit ganz kurzen, unverzweigten Fortsätzen aufweisen, nach der Injektion ganz schwarzbraun wird, wobei die Schwimmhautmelanophoren dichte, engmaschige Netze bilden, in denen von zentralen Pigmentansammlungen nichts mehr zu sehen ist, so dass eine zellige Anordnung der Pigmentmassen nicht mehr erkannt wird. Bei den letztgenannten großen Kuraredosen war die Lähmung auch noch nach 73 Stunden (p. i.) vollständig ausgebildet; sie begann erst zwischen der 85. und 90. Stunde (p. i.) zu verschwinden, während die Verdunkelung des Versuchstieres meist sogar noch nach mehr als 100 Stunden (p. i.) nachweisbar war. Bei allen gelähmten Tieren war der Kreislauf stets gut im Gange, außer einer Erweiterung der Schwimmhautgefäße konnte keine Abweichung von der Norm erkannt werden.

Die elf an *Rana fusca* angestellten Versuche verliefen alle positiv in dem beschriebenen Sinne, d. h., dass das Kurare eine mit der Dosis steigende und länger dauernde Verdunkelung der Haut herbeiführt, welche von einer entsprechenden Expansion der Schwimmhautmelanophoren begleitet wird. Diese Veränderungen des koloratischen Apparates stehen in keiner direkten Beziehung zur Lähmung der quergestreiften Muskulatur.

Ganz anders verliefen die 16 an *Rana esculenta* angestellten Versuche, indem bei diesen Tieren das Kurare eine der Dosis entsprechende Aufhellung von entsprechender Dauer bewirkt: Bei der kleinsten angewandten Dosis, von 0,02 mg Kurare, habe ich an *Rana esculenta* (Männchen) keinen Erfolg gesehen, trotzdem die Versuchstiere bedeutend kleiner waren, als die mit der gleichen Dosis behandelten Exemplare von *Rana fusca*. Bei Injektion von 0,04 mg trat eine deutliche Aufhellung ein, die bei der Untersuchung nach 22 Stunden 58 Minuten (p. i.) konstatiert wurde, trotzdem die Tiere seit Beginn des Versuches im seichten Wasser, im 17° warmen, halbdunklen Zimmer gehalten worden waren. Das vor der Injektion dunkelbraune Tier, dessen Schwimmhautmelanophoren engmaschige Netze bildeten, hatte eine hellbraune Farbe angenommen, die Schwimmhautmelanophoren waren eckig geworden, nur vereinzelte hatten noch ganz kurze Spitzen. Das vor der Injektion des Versuchstieres dunkelbraun gefärbte Kontrolltier hatte seine Farbe, sowie den sternförmigen, netzebildenden Expansionszustand seiner Schwimmhautmelanophoren nicht geändert. Dass

der Versuch nicht bloß an der braunen Varietät von *Rana esculenta* gelingt, zeigt ein Versuch mit der gleichen Dosis an einer mittel hellgrün gefärbten *Rana esculenta*, welche sternförmig verzweigte Schwimmhautmelanophoren hatte. 23 Stunden 58 Minuten nach der Injektion war das Versuchstier hellgrün geworden, die Schwimmhautmelanophoren waren eckig geworden und nur ganz wenige hatten kurze Spitzen, trotzdem das Tier die letzten 7 Stunden vor der Untersuchung im halbdunklen, 14° warmen Zimmer in seichtem Wasser gehalten worden war. Das vor Beginn des Versuches gleichfalls mittel hellgrün gefärbte Kontrolltier hatte zu Beginn des Versuches sternförmige Schwimmhautmelanophoren mit wenigen, meist unverzweigten Fortsätzen; viele Schwimmhautmelanophoren waren sogar eckig, oder unregelmäßig kugelig geballt. Nach 23 Stunden 58 Minuten war das Tier etwas dunkler als vorher, fast mittel dunkelgrün, die Schwimmhautmelanophoren hatten sternförmige Gestalt angenommen mit kurzen verzweigten Fortsätzen. Das Kontrolltier hatte also unter den gleichen äußeren Versuchsbedingungen, diesen entsprechend (Kälte, Feuchtigkeit, Halbdunkel), seine Farbe ein wenig verdunkelt. Die Aufhellung des Versuchstieres hatte in der 42. Stunde (p. i.) noch bedeutend zugenommen, die Schwimmhautmelanophoren waren kugelig geballt, während das Kontrolltier sich stark verdunkelt hatte und jetzt dunkelgrün gefärbt ist, seine Schwimmhautmelanophoren haben sich noch weiter expandiert. Von der 24. bis zur 42. Stunde (p. i.) befanden sich die Tiere durch 16 Stunden im dunklen, 13° warmen Zimmer im seichten Wasser, also unter Bedingungen, die bei einem normalen Tier, wie dem Kontrolltier ein Dunkeln bedingen. Nach 66 Stunden (p. i.) waren beide Tiere gleich hellgrün, nachdem sie die letzten 24 Stunden im hellen, 10° warmen Zimmer trocken gehalten worden waren.

Auch bei Dosen von 0,06—0,08 mg waren die Versuchstiere, analog den bisher beschriebenen Versuchen zwischen der 23. bis 50. Stunde (p. i.) stets heller, als die unter den gleichen Bedingungen gehaltenen Kontrolltiere. Nur einmal trat bei einem Versuch mit 0,06 mg an einem Weibchen eine geringfügige Aufhellung erst nach 48 Stunden (p. i.) ein. Nach 70 Stunden (p. i.) war bei allen Tieren die Aufhellung verschwunden. Die aufhellende Wirkung des Kurares ist bei den bisher erwähnten Dosen keine derartige, dass sie jede Verdunkelung des Versuchstieres vollkommen unmöglich macht. Wenn man die Tiere, wie es in einer anderen Versuchsreihe geschehen ist, nach der Injektion 17 Stunden lang trocken hält und dann nach 7stündigem Aufenthalt in seichtem Wasser untersucht, so kann man häufig, aber nicht immer, auch beim Kuraretier eine Verdunkelung beobachten; aber diese ist nur sehr gering im Vergleich zu der beim Kontrolltier ein-

getretenen. Es wird das Kuraretier nur um eine Spur dunkler, aber diese Verdunkelung ist nach 42 Stunden (p. i.) bereits vollständig zurückgegangen, trotzdem an den Versuchsbedingungen nur insoweit eine Änderung stattgefunden hatte, dass das bisher halbdunkle Zimmer vollständig verdunkelt wurde und die Temperatur von 14° auf 13° zurückgegangen war; es waren demnach nur Veränderungen eingetreten, die, wenn sie überhaupt wirksam sind, nur eine Verdunkelung der Tiere, aber niemals eine Aufhellung herbeizuführen imstande sind. Endlich möchte ich erwähnen, dass bei Dosen von 0,02—0,08 mg Kurare Lähmungen nicht beobachtet wurden, während die größeren *fusca*-Exemplare solche gezeigt hatten. Es reagieren demnach die motorischen Nervenendigungen der Skelettmuskulatur bei *Rana fusca* intensiver auf das Kurare als bei *Rana esculenta*.

Bei den höheren Dosen von 0,1—0,5 mg verlaufen die Versuche ganz analog den bisher beschriebenen, nur ist die Aufhellung eine entsprechend intensivere, sie tritt früher ein und hält länger an. Außerdem kommen noch motorische Lähmungen hinzu, die für die Aufhellung ohne Bedeutung sind. Da während der Lähmung auch die stärkste Aufhellung besteht, so bietet diese Tatsache einen neuen Beweis dafür, dass die bei *Rana fusca* beobachtete Verdunkelung nicht von der durch die Lähmung bedingten Dyspnoe herrühren kann. Bei einer Dosis von 0,1 mg ist die Lähmung nach 6 Stunden (p. i.) noch vollständig ausgebildet, nach 21 Stunden (p. i.) ist sie aber entweder ganz oder bis auf geringe Reste geschwunden. Die Aufhellung des Versuchstieres gegenüber dem Kontrolltier ist dagegen noch nach 66 Stunden (p. i.) deutlich ausgeprägt, trotzdem die Tiere 24 Stunden im seichten Wasser und dann 24 Stunden trocken gehalten worden sind. Bei Dosen von 0,2—0,3 mg hält die Lähmung bis nach der 22. Stunde (p. i.) an, sie ist nach 46 Stunden nicht mehr zu finden, während die Aufhellung des Versuchstieres nach 70—80 Stunden (p. i.) noch zu beobachten ist. Bei Dosen von 0,4—0,5 ist die Lähmung noch nach 46 Stunden (p. i.) vorhanden; sie verschwindet zwischen 66. und 70. Stunde (p. i.), während die Aufhellung sogar bis 90 Stunden (p. i.) und darüber ausgesprochen ist.

Sämtliche 16 an *Rana esculenta* angestellten Versuche haben eine aufhellende Wirkung des Kurares ergeben. Diese entgegengesetzte Wirkung des Agens bei den beiden einander so nahe stehenden Froscharten ist ein neuer, interessanter Beweis dafür, dass die Artverschiedenheiten nicht nur morphologische, sondern auch physiologische sind. Die verschiedene Empfindlichkeit der beiden Froscharten gegenüber dem lähmenden Prinzip des Kurares deutet gleichfalls darauf hin. Da nun das käufliche Kurare eine große Menge verschiedener Alkaloide enthält, unter

denen auch erregende vorkommen, so kann eigentlich aus den angestellten Versuchen noch nicht geschlossen werden, dass ein und dieselbe Substanz bei der einen Art aufhellend, bei der anderen verdunkelnd wirkt. Man kann bloß sagen, dass das einemal eine Aufhellung, das anderemal eine Verdunkelung zustande gekommen ist, wobei es unentschieden bleibt, ob vielleicht der Organismus der Art *Rana esculenta* für ein im Kurare enthaltenes aufhellendes Prinzip besonders empfindlich ist, während *Rana fusca* auf das in dem Alkaloid enthaltene verdunkelnde Prinzip stark reagiert. Es könnte sich also um eine elektive Reaktion auf ein Gemisch von wirksamen Agenzien handeln. Wie diese Frage zu entscheiden sein wird, kann nur durch neue Versuche mit Kurarin entschieden werden, das ich mir bisher aber nicht verschaffen konnte, weshalb diese Lücke später ausgefüllt werden wird.

Morphin.

Die 10 an *Rana fusca* angestellten Versuche ergaben trotz der Verwendung von Dosen von 1—10 mg während einer 29stündigen Beobachtungszeit keine sicheren Resultate, so dass ich von einer Beschreibung dieser Versuche ganz absehe. Wenn überhaupt Veränderungen eingetreten sein sollten, dann müssten sie während der Beobachtungspause, welche die Zeit zwischen 5. bis 17. Beobachtungsstunde umfasst, eingetreten und vollständig abgeklungen sein.

Nicht so resultatlos verliefen die 10 an *Rana esculenta* angestellten Versuche. Nach Injektion von 0,5—1 mg war keine merkliche Abweichung gegenüber den Kontrolltieren zu beobachten. Bei Dosen von 1,5—3 mg zeigten die im 13° warmen, hellen Zimmer trocken gehaltenen Versuchstiere nach 2 Stunden durchwegs eine dunklere Färbung als die unter den genau gleichen Bedingungen gehaltenen Kontrolltiere. Während die Kontrolltiere sich stark aufgehellt hatten, blieben die Versuchstiere dunkel, ja bei 3 mg konnte sogar beobachtet werden, dass das vor der Injektion mittelhellgrüne Versuchstier nach der Injektion mitteldunkelgrün geworden war, während das mittelhellgrüne Kontrolltier zur selben Zeit stark hellgrün geworden war. Hier handelt es sich also nicht mehr um ein bloßes Ausbleiben der Aufhellung im Trockenen, sondern es tritt sogar trotz der Trockenheit eine Verdunkelung auf. Nach 18stündigem Trockenhalten im dunklen Zimmer, also 20 Stunden nach der Injektion sind die Farbenunterschiede zwischen Versuchs- und Kontrolltier verschwunden. Sie traten auch nicht mehr hervor, wenn die Tiere in den folgenden 25 Stunden im seichten Wasser und dann wiederum 2 Stunden trocken gehalten werden. Bei der Untersuchung nach 47 Stunden (p. i.) waren beide Tiere gleichgefärbt, oder zeigten nur geringfügige Färbungsunter-

schiede. Nach Injektion von 3,5—5 mg waren die Färbungsunterschiede zwischen Versuchs- und Kontrolltier bereits nach 1 Stunde 45 Minuten deutlich zu konstatieren. 20 Stunden nach der Injektion war die Verdunkelung des Versuchstieres gegenüber dem Kontrolltier noch immer nachweisbar, trotzdem beide Tiere die ganze Zeit seit dem Beginn des Versuches trocken gehalten worden waren. Ja sogar nach 47 Stunden (p. i.) war das Versuchstier noch immer deutlich dunkler als das Kontrolltier, obwohl die Tiere die letzten 25 Stunden im seichten Wasser zugebracht hatten. Nach dieser Zeit verschwand aber der Färbungsunterschied allmählich. Die durch das Morphin hervorgerufenen Farbendifferenzen können recht bedeutend sein, wenngleich sie sich meist in mittleren Intensitätsstufen halten. Nicht unerwähnt will ich lassen, dass ein Versuch mit 5 mg vollständig negativ verlaufen ist, ohne dass hierfür ein Grund ausfindig gemacht werden konnte. Nach meinen bisherigen Versuchen besteht also auch für das Morphin ein Unterschied in der Reaktion der beiden Froscharten, indem sich *Rana fusca* dagegen ganz indifferent zu verhalten scheint, während *Rana esculenta* auf Morphin mit einer deutlichen Verdunkelung reagiert. Ich möchte nur noch erwähnen, dass bei Dosen bis zu 5 mg Morphin Lähmungserscheinungen nicht beobachtet worden sind. Wenn sie überhaupt vorhanden gewesen waren, dann müssen sie während der Beobachtungspause, welche die 3. bis 15. Versuchsstunde umfasst, eingetreten und wieder vollständig zurückgegangen sein.

Nikotin.

An *Rana fusca* wurden 11 Versuche angestellt. Nach Injektion von 0,1 mg zeigte das Versuchstier sehr bald die charakteristische Haltung (stark gebeugte, auf den Rücken geschlagene Hinterextremitäten, mittlere Beugestellung der Vorderextremitäten bei wenig gebeugtem Ellbogengelenk) und Dauerkontraktion. Ein eigentlicher Aufregungszustand wurde nach der Injektion nicht beobachtet. Bereits nach 27 Minuten (p. i.) fing das Versuchstier zu dunkeln an, und 1 Stunde 17 Minuten (p. i.) war das vor der Injektion hellgraue Tier schon dunkelbraun geworden. Seine Schwimmhautmelanophoren, welche vor der Injektion sternförmig mit kurzen unverzweigten Fortsätzen waren, hatten sich netzförmig ausgebreitet. Zu dieser Zeit war auch eine motorische Lähmung eingetreten. Da die Tiere im 13° warmen, hellen Zimmer gehalten wurden, hatte sich das vor dem Versuche hellgraue Kontrolltier entsprechend diesen Versuchsbedingungen aufgehellt und seine Schwimmhautmelanophoren etwas stärker geballt, indem die vorher vorhandenen, langen, reichverzweigten Fortsätze in kurze, wenig verzweigte sich umgewandelt hatten. Nach 3 Stunden 30 Minuten (p. i.) war die Lähmung des Versuchstieres zwar verschwunden, die dunkle Färbung

war aber noch immer vorhanden, obgleich bereits eine Tendenz zur Aufhellung sich bemerkbar machte. Nach 5 Stunden 42 Minuten (p. i.) waren beide Tiere nahezu gleich hellgrau, und von da ab konnte bei beiden Tieren ein nennenswerter Färbungsunterschied während einer 52stündigen Beobachtungszeit nicht mehr aufgefunden werden. Weder ein 16stündiges Verweilen der beiden Tiere im seichten Wasser im hellen, 14° warmen Zimmer, noch ein 19stündiger Aufenthalt der Tiere in der 15° warmen Dunkelkammer im seichten Wasser ließ einen Färbungsunterschied zwischen beiden Tieren zur Beobachtung gelangen.

Ganz analog verliefen die Versuche mit höheren Nikotindosen (0,2—0,6 mg). Nur trat dabei, entsprechend den höheren Dosen, die Verdunkelung sehr viel früher und intensiver ein. Immerhin wurde die der Dauerkontraktion folgende Lähmung erst nach 1 Stunde (p. i.) beobachtet. Die stark dunkle Färbung war bis zur 6. Stunde (p. i.) beobachtet worden, zu welcher Zeit Reflex- und Spontanbewegungen des Versuchstieres wieder konstatiert wurden. Von der 21. Stunde (p. i.) ab war auch hier kein sicherer Färbungsunterschied des Versuchs- und Kontrolltieres mehr zu beobachten. Die Versuche mit noch höheren Nikotindosen (0,7—1,0 mg) unterscheiden sich insofern von den vorangehend beschriebenen, als bei ihnen unmittelbar nach der Injektion ein kurzdauernder Aufregungszustand des Versuchstieres eintritt, der sofort in die charakteristische Haltung übergeht. Während der Aufregungsperiode konnte eine Aufhellung des Versuchstieres nicht mit Sicherheit beobachtet werden, vielmehr begann sofort mit Eintritt der charakteristischen Haltung ein intensives Dunkeln der fast trocken gehaltenen Versuchstiere. Die Lähmung war schon nach 40—50 Minuten (p. i.) eingetreten, aber auch hier nach 5 Stunden 40 Minuten (p. i.) verschwunden, während die Verdunkelung noch anhielt und bei den Versuchen mit 0,9 und 1,0 mg Nikotin noch nach 27 Stunden (p. i.) konstatiert werden konnte, obwohl die Tiere die letzten 21 Stunden im seichten Wasser, im hellen, 13° warmen Zimmer gehalten worden waren. Nach 46 Stunden (p. i.) waren keine charakterischen Färbungsunterschiede zwischen beiden Tieren mehr zu beobachten.

Endlich sei noch ein Versuch mit 2 mg kurz beschrieben. Nach der Injektion zeigte das Versuchstier einen Augenblick eine sehr starke Erregung, um dann sofort in den charakteristischen Dauerkontraktionszustand überzugehen, der von einer Lähmung gefolgt ist. Während des Erregungszustandes und im Beginn der Dauerkontraktion zeigt das Tier eine rasch vorübergehende deutliche Aufhellung seiner Farbe; dann beginnt das Versuchstier rasch zu dunkeln. Die dunklere Färbung, mit der auch eine Expansion der Schwimmhautmelanophoren Hand in

Hand geht, ist noch nach 24 Stunden (p. i.) nachweisbar, während welcher Zeit das Versuchs- und Kontrolltier in ganz seichtem Wasser, fast trocken, teilweise im dunklen, teilweise im hellen Zimmer gehalten worden sind. Die Lähmung war bei der nach 16 Stunden (p. i.) vorgenommenen Untersuchung nicht mehr vorhanden. Nach 40 Stunden (p. i.) ist der Färbungsunterschied wieder verschwunden, beide Tiere sind gleich hellgraugrün.

Die 16 an *Rana esculenta* angestellten Versuche lieferten folgende Ergebnisse. Nach der Injektion von 0,1 mg hatte sich das vor der Injektion hellgrüne Versuchstier im Verlaufe von 1 Stunde 20 Minuten stark verdunkelt, trotzdem es im hellen, 15° warmen Zimmer trocken gehalten worden war, während das gleichfalls hellgrüne Kontrolltier seine Farbe nicht verändert hat. Ein besonderer Aufregungszustand mit folgender Dauerkontraktion und Lähmung war während der ganzen 69 Stunden währenden Versuchsdauer nicht beobachtet worden. Nach 19stündigem Verweilen im Trockenen hatte sich das Versuchstier ziemlich stark aufgehellt, aber es war noch immer deutlich dunkler als das Kontrolltier. Während der 19. bis 24. Versuchsstunde befanden sich die Tiere im seichten Wasser im hellen, 13° warmen Zimmer. Das Nikotintier wurde rasch dunkelgrün, während das Kontrolltier nur eine mittelhellgrüne Färbung annahm, sich also nur mäßig verdunkelte. Nach 25 Stunden 15 Minuten (p. i.), nachdem die Tiere 6 Stunden im seichten Wasser gehalten worden waren, waren beide Tiere sehr dunkel, schwarzgrün geworden, aber auch dann war das Nikotintier dunkler als das Kontrolltier. Dieser Farbenunterschied war auch nach 40 Stunden (p. i.) noch ausgesprochen, nachdem sich die Tiere die letzten 15 Stunden im seichten Wasser im dunklen, 13° warmen Zimmer befunden hatten. Das Versuchstier hatte sich nur wenig aufgehellt, es war noch immer dunkelgrün, während das Kontrolltier eine mitteldunkelgrüne Färbung aufwies. Nach einer neuen 24stündigen Trockenperiode im 10° warmen, hellen Zimmer, also 65 Stunden nach der Injektion, war das Versuchstier noch immer dunkelgrün, während das Kontrolltier hellgrün war. Nach der 69. Stunde (p. i.) verloren sich die Färbungsunterschiede zwischen Versuchs- und Kontrolltier. Die Schwimmhautmelanophoren zeigten ganz analoge Unterschiede ihres Expansions- bezw. Ballungszustandes wie die der übrigen Haut, wenngleich auch die Unterschiede und Veränderungen der Schwimmhautmelanophoren weniger prompt und intensiv erfolgten.

Die Versuche mit Dosen von 0,2—0,4 mg verliefen ganz analog den bisher beschriebenen. Nur sei hervorgehoben, dass bei zwei an Weibchen angestellten Versuchen mit 0,2 und 0,4 mg Nikotin ein Erfolg nicht zu beobachten war, während nach Injektion der gleichen Dosen an Männchen eine deutliche, langdauernde Ver-

dunkelung eintrat. Nach Injektion von 0,3 mg war die Verdunkelung des Versuchstieres zwischen 43—67 Stunden (p. i.) verschwunden. Schon bei 0,2 mg zeigte sich bei dem am Männchen angestellten Versuch eine den kurzdauernden Erregungszustand begleitende und kurz überdauernde Aufhellung, die aber nach 1 Stunde 15 Minuten (p. i.) einer energischen Verdunkelung gewichen ist, indem das in ganz seichtem Wasser, fast trocken gehaltene Versuchstier seine mittelhellgrüne Färbung in ein dunkles schwarzgrün umgewandelt hat, während das Kontrolltier noch immer mittelhellgrün ist. Um die Verdunkelung recht stark zum Ausdruck zu bringen, wurden die Tiere vor Beginn des Versuches 24 Stunden trocken gehalten und nach der Injektion in ein Glas gebracht, dessen Boden gerade nur in den abhängigsten Partien ganz wenig Wasser enthielt. Erst nach 3stündigem Aufenthalt in dem ganz seichten Wasser hatte das Kontrolltier eine mitteldunkelgrüne Färbung angenommen, während das Versuchstier noch immer dunkelschwarzgrün war. Erst ein 24stündiges Trockenhalten zwischen 18. und 42. Versuchsstunde war imstande, den Farbenunterschied zum Verschwinden zu bringen. Auch bei den Dosen von 0,2—0,4 mg konnte keine ausgesprochene Dauerkontraktion und daran sich anschließende Lähmung beobachtet werden.

Die Versuche mit 0,5 mg zeigten in einem Falle bereits die Dauerkontraktion mit nachfolgender Lähmung, während diese Erscheinungen in einem zweiten Falle vollständig fehlten. Im übrigen verliefen die Versuche ganz analog den schon beschriebenen. Die Lähmung war nach 2 Stunden (p. i.) eingetreten und nach, 18 Stunden (p. i.) verschwunden, in welche Zeit allerdings die 12stündige Untersuchungspause fällt. Im übrigen war der Farbenunterschied zwischen Versuchs- und Kontrolltier selbst nach 43 Stunden (p. i.) noch vorhanden, wenn auch in geringerer Intensität. Die Tiere waren die der letzten Untersuchung vorangehenden 24 Stunden im hellen, 10° warmen Zimmer trocken gehalten worden. Nach 67 Stunden (p. i.) war der Farbenunterschied verschwunden. Bei Dosen von 0,6—0,8 mg sind die Erscheinungen noch intensiver. Schon 25 Minuten nach der Injektion war nach einer kurz vorübergegangenen Aufhellung während des Erregungszustandes eine starke Verdunkelung eingetreten, die Lähmung wurde bei der Untersuchung nach 2 Stunden (p. i.) bereits konstatiert und war nach 17 Stunden (p. i.) nicht mehr vorhanden. Die Verdunkelung des Versuchtieres war aber bis 42 Stunden nach der Injektion zu beobachten, trotzdem die Tiere die letzten 24 Stunden im hellen, 10° warmen Zimmer trocken gehalten worden waren. Ganz das Gleiche gilt für die höchsten untersuchten Nikotindosen von 1—3 mg.

Die nach Nikotininjektionen beobachtete Verdunkelung ist unabhängig von der motorischen Lähmung, bezw. der

durch sie bedingten Dyspnoe. Ebensowenig kann die Verdunkelung nur als eine intensivere Reaktion des koloratorischen Apparates auf verdunkelnde Reize angesehen werden, weil sie trotz Trockenhaltens der Tiere eintritt, bezw. durch eine 24stündige Trockenperiode nicht zum Verschwinden gebracht wird. Auf Grund der angestellten 27 Versuche, von denen nur 2 mit niederen Dosen an *Esculenta*-Weibchen angestellte erfolglos verliefen, muss dem Nikotin eine direkte starke Verdunkelungswirkung auf den koloratorischen Apparat zuerkannt werden, wobei zunächst die Frage nach dem eigentlichen Angriffspunkte des Alkaloids unbeantwortet bleibt.

Strychnin.

Die 11 an *Rana fusca* angestellten Versuche lieferten die nachstehenden Ergebnisse. Bei den geringsten verwendeten Dosen, von 0,02—0,05 mg, traten in der Regel keine Krämpfe ein; nur einmal wurden sie bei einem Weibchen nach Injektion von 0,03 mg 1 Stunde post injectionem beobachtet. In die Zeit zwischen 4. bis 12. Versuchsstunde fällt allerdings die Beobachtungspause. Bei einer Dosis von 0,2 mg konnte keine merkliche Aufhellung des Versuchstieres gegenüber dem Kontrolltier beobachtet werden. Nach 22 Stunden 55 Minuten (p. i.) hatte sich das im seichten Wasser im 19° warmen, dunklen Zimmer gehaltene Versuchstier stark verdunkelt, während das unter genau den gleichen Bedingungen gehaltene Kontrolltier sich ein wenig aufgehellt hatte. Die Veränderungen der Schwimmhautmelanophoren waren ganz entsprechende. Beim Strychnintier war eine deutliche Expansion eingetreten, indem die vorher eckigen Melanophoren eine sternförmige Gestalt mit kurzen verzweigten Fortsätzen angenommen hatten, während beim Kontrolltier die vorher eckigen mit Spitzen versehenen Melanophoren nach derselben Zeit in den kugeligen Ballungszustand übergegangen waren. Da eine Veränderung der Versuchsbedingungen nur insoweit stattgefunden hatte, dass die Tiere 19 Stunden im dunklen Zimmer gehalten worden waren, so glaube ich die stärkere Verdunkelung des Versuchstieres auf die Verdunkelung des Zimmers beziehen zu müssen, zumal ich bei einem anderen Versuche etwas Analoges zu beobachten in der Lage war, nämlich eine stärkere Aufhellung bei Belichtung. Es würde demnach das Strychnin in ganz geringen Dosen, die selbst eine Farbenveränderung noch nicht hervorzubringen vermögen, insofern einen Einfluss auf die Färbung ausüben, als es die Erregbarkeit des koloratorischen Apparates gegen koloratorische Reize steigert. Es gilt dies nicht nur für den Lichtreiz, sondern auch für Feuchtigkeit, bezw. Trockenheit und Temperatur, wie meine Versuche mit Dosen von 0,02—0,05 mg Strychnin deutlich gezeigt haben. So

war z. B. bei dem Versuche mit 0,04 mg nach 43 Stunden (p. i.) das Versuchstier heller geworden wie das Kontrolltier, als die Tiere die letzten 20 Stunden im hellen, 12° warmen Zimmer trocken gehalten worden waren, nachdem sie in der Vorperiode im seichten Wasser sich befunden hatten.

Nach Einbringung von 0,06—0,75 mg Strychnin (höhere Dosen wurden nicht untersucht) stellten sich in kurzer Zeit Krämpfe ein, die verschieden lange Zeit anhielten. Damit ändert sich der Versuchsverlauf insofern, als während des Krampfstadiums regelmäßig eine starke Aufhellung des Versuchstieres zu beobachten war, die verschieden lange anhält. Bei Dosen von 0,06—0,1 mg war die Aufhellung des Strychnintieres auch noch nach 22—23 Stunden (p. i.) zu beobachten, obgleich zu dieser Zeit weder Krämpfe noch Lähmungen vorhanden waren. Ja die Tiere waren sogar die letzten 19 Stunden im dunklen, 14° warmen Zimmer im seichten Wasser gehalten worden, wo sie eigentlich sich hätten verdunkeln sollen. Da sie aber heller waren als die Kontrolltiere, ja manchmal heller als vor der Strychnininjektion, so kommt dem Strychnin in diesen Dosen eine direkte aufhellende Wirkung auf den koloratorischen Apparat zu. Denn wenn das Strychnin nur die Erregbarkeit gesteigert hätte, dann wären unter den obwaltenden Versuchsbedingungen die Strychnintiere dunkler, aber niemals heller gewesen als die Kontrolltiere. Nach 43 Stunden (p. i.) zeigten Versuchs- und Kontrolltier keinen Farbenunterschied mehr, nachdem die Tiere die letzten 20 Stunden trocken im hellen, 12° warmen Zimmer gehalten worden waren.

Die Versuche mit Dosen von 0,125—0,175 mg unterscheiden sich von den unmittelbar vorhergehenden nur dadurch, dass die Strychnintiere auch noch nach 42 Stunden (p. i.) heller sind als die Kontrolltiere. Da die Tiere die letzten 20 Stunden trocken im hellen, 12° warmen Zimmer gehalten wurden, so handelt es sich bei dieser Farbendifferenz offenbar nur um eine gesteigerte Reaktion des koloratorischen Apparates auf den Trockenreiz. Diese Annahme scheint um so begründeter, als Eskulenten zur selben Zeit dunkler als die Kontrolltiere waren, wenn sie sich unter Versuchsbedingungen befanden, welche einen Dunkelungsreiz darstellen. — Ich will gleich hier bemerken, dass *Rana esculenta* genau gleich wie *Rana fusca* auf Strychnininjektionen reagiert. — Es kommt deshalb dem Strychnin außer der eigentlichen aufhellenden Wirkung auch noch eine langandauernde Erregbarkeitssteigerung des koloratorischen Apparates zu. Lähmungen habe ich bei den Versuchen nicht beobachtet, sie werden vielleicht vorhanden gewesen und während der Beobachtungspause zwischen 8. bis 20. Versuchsstunde eingetreten und wieder vollständig verschwunden sein. Bei Dosen

von 0,125—0,175 mg habe ich um die 22. Stunde (p. i.) nur noch Krämpfe beobachtet.

Die 10 an *Rana esculenta* angestellten Versuche hatten folgenden Verlauf. Bei den niedrigsten angewandten Dosen von 0,02—0,04 mg konnte nur eine ganz geringfügige Aufhellung des Strychnintieres gegenüber dem Kontrolltier beobachtet werden, wenn sich die Tiere im fast tockenen Glase im 15° warmen, hellen Zimmer befanden. Nach einem 24stündigen Aufenthalt im seichten Wasser in der 13° warmen Dunkelkammer zeigten die Strychnintiere in der 43. Versuchsstunde eine etwas dunklere Färbung als die Kontrolltiere. Es handelt sich bei diesen Dosen also um eine gesteigerte Empfindlichkeit des koloratorischen Apparates. Krämpfe wurden bei diesen Dosen nicht beobachtet. Bei Dosen von 0,05—0,75 mg traten innerhalb der 1. Stunde nach der Injektion bei den Versuchstieren Krämpfe mit einer darauffolgenden Lähmung ein. Während dieser Zeit zeigten die Versuchstiere eine starke Aufhellung, die bis 18 Stunden (p. i.) anhielt, aber zu dieser Zeit nicht mehr sehr ausgesprochen war. Einmal trat aber schon zu dieser Zeit eine Verdunkelung des Versuchstieres ein, trotzdem es seit 17 Stunden fast trocken im hellen, 15° warmen Zimmer gehalten wurde. Die darauffolgende 24stündige Versuchsperiode, während welcher sich die Tiere im seichten Wasser in der 13° warmen Dunkelkammer befanden, führte eine starke Verdunkelung der Strychnintiere gegenüber den Kontrolltieren herbei; denn nach 42 Stunden (p. i.) waren die Strychnintiere dunkler als die Kontrolltiere. Eine schwache Erregbarkeitssteigerung für koloratorische Reize bestand sogar noch nach 62 Stunden (p. i.). Bei Dosen von 0,1—0,25 mg waren die Erscheinungen ganz analoge. Innerhalb der ersten 25 Minuten nach der Injektion war bereits die den Krämpfen folgende Lähmung eingetreten, welche von einer starken Aufhellung begleitet war. Bei der Untersuchung nach 18 Stunden (Beobachtungspause von der 6. bis 17. Stunde) war die Lähmung verschwunden, die Aufhellung bestand weiter, während welcher Zeit die Tiere in ganz seichtem Wasser im hellen, 13° warmen Zimmer gehalten wurden. Nach 42 Stunden (p. i.) waren die Strychnintiere dunkler als die Kontrolltiere, nachdem die Tiere die letzten 24 Stunden im seichten Wasser in der 13° warmen Dunkelkammer zugebracht hatten. Nach 64 Stunden (p. i.) waren die Strychnintiere wieder heller als die Kontrolltiere. Sie waren die letzten 22 Stunden im 13° warmen, hellen Zimmer in seichtem Wasser gehalten worden. Da sich in der letzten Versuchsperiode nur die Belichtung geändert hatte, während die Temperatur und Feuchtigkeit genau die gleichen wie in der vorhergegangenen Versuchsperiode waren, so zeigen diese Versuche sehr deutlich, dass das Strychnin auch die photische Reizbarkeit des koloratorischen Apparates steigert. Nach 70—75

Stunden (p. i.) verschwinden auch diese Nachwirkungen des Strychnins.

Veratrin.

Es wurden 15 Versuche an *Rana fusca* angestellt, von denen nur einer negativ und ein zweiter etwas unsicher verlief. Bei den übrigen 13 Versuchen wurden übereinstimmende Resultate erhalten, welche zeigten, dass das Veratrin eine energische Verdunkelung des Versuchstieres herbeiführt. Die injizierten Dosen betragen 0,25—2,5 mg. Leider gingen sämtliche Tiere, bis auf 2, schon nach 16 Stunden zugrunde, offenbar infolge der Herzlähmung. Nur 2 Tiere, davon eines mit einer Dosis von 0,75 mg Veratrin (ein älteres Präparat), konnten 180 Stunden beobachtet werden. Wenn ich zunächst von diesen beiden Versuchen absehe, so verliefen die Veratrinversuche folgendermaßen:

Fast augenblicklich nach der Injektion trat beim Versuchstier ein starker Opistotonus ein, die Vorderpfoten wurden gebeugt zu beiden Seiten des Kopfes angelegt wie zum militärischen Gruße, die Hinterbeine wurden in extremer Beugestellung angezogen. Während dieses Zustandes tritt eine ganz kurz vorübergehende Aufhellung ein, die einer rasch einsetzenden intensiven Verdunkelung Platz macht. Nach ungefähr 10 Minuten sind die Tiere bereits gelähmt, nachdem sie zuvor die typischen langgezogenen Veratrinkontraktionen gezeigt haben. Zu dieser Zeit sind die Versuchstiere ganz dunkel geworden. Bei der Verdunkelung fällt zunächst auf, dass die Extremitäten, die Gegend des Mundes und die Seitenränder des Schädels meist ein ganz tiefes Dunkel, bezw. Schwarz zeigen, während die Flanken etwas weniger dunkel erscheinen. Der Rücken hat sich aber weit weniger verdunkelt als die Extremitäten, so dass die relativ helle Rückenfärbung direkt auffällt. Dieser Unterschied der Rücken- und Extremitätenfärbung bleibt ziemlich lange erhalten Ich konnte ihn bei dem lange überlebenden Tier sogar noch nach 41 Stunden (p. i.) beobachten. Wieso diese hellere Rückenfärbung zustande kommt, bedarf erst noch einer genaueren Untersuchung, vielleicht rührt sie von einer lokalen Reizwirkung der injizierten Flüssigkeit her.

Bei Dosen von 1—2,5 mg war der Kreislauf nach 1 Stunde (p. i.) bereits zum Stillstand gekommen. Dementsprechend war infolge der Kreislaufstörung und der damit verbundenen Dyspnoe eine Lähmung der Melanophoren eingetreten, die aber später in eine Aufhellung überging, indem ich deutlich beobachten konnte, dass bei solchen Tieren später namentlich die Hinterextremitäten sich stark aufzuhellen begannen. Die Pigmentballung nach Kreislaufsunterbrechungen haben schon Lister, Biedermann, Steinach, sowie die anderen Autoren beobachtet.

Aus dem Versuche mit dem lange überlebenden Tier, das 0,75 mg

Veratrin erhalten hatte, sei vor allem erwähnt, dass die Schwimmhautzirkulation stets ausgezeichnet im Gange war. Das Tier zeigte selbst nach 24stündigem Trockenhalten noch immer die voll ausgeprägte Verdunkelung, welche selbst nach 163 Stunden (p. i.) noch deutlich, wenn auch viel schwächer, erkennbar war, um von da an langsam zu verschwinden. Zwischen der 120. bis 140. Versuchsstunde wurden wieder die ersten spontanen Bewegungen des Versuchstieres nach der vorhergegangenen Lähmung beobachtet, aber selbst nach 140 Stunden (p. i.) waren die Paresen noch sehr stark ausgeprägt, sie verloren sich erst nach 163 Stunden (p. i.). Dagegen zeigte das Versuchstier auch noch nach 180 Stunden (p. i.) typische Veratrinkontraktionen. Zu dieser Zeit war die Verdunkelung des Versuchstieres noch nicht vollständig verschwunden. Die Schwimmhautmelanophoren zeigten eine der Verdunkelung entsprechende starke Expansion, indem sie engmaschige Netze bildeten, in denen eine jede zentrale Pigmentansammlung vollständig fehlte. Sobald die Tiere starben, oder auch schon kurz vorher, trat eine Aufhellung der ganzen Haut ein; die Farbe war aber nach dem Tode, ja sogar während der Totenstarre, noch immer dunkler als vor Beginn des Versuches.

Von den 10 an *Rana esculenta* angestellten Versuchen lieferte der mit 0,1 mg Veratrin insofern ein besonders günstiges Ergebnis, als es gelang, das Versuchstier 117 Stunden zu beobachten, nach welcher Zeit der Versuch abgebrochen wurde. Schon nach 15 Minuten (p. i.) zeigte das in seichtem Wasser, im 16° warmen, hellen Zimmer befindliche Versuchstier deutliche Veratrinkontraktionen, die von einer geringen Aufhellung gegenüber dem Kontrolltier begleitet sind. 1 Stunde 10 Minuten nach der Injektion ist das vor Beginn des Versuches mittelhellgrüne Versuchstier bereits mitteldunkelgrün gefärbt, wobei namentlich die Extremitäten und Schnauze sich stark verdunkelt haben, während die Rückenhaut weniger nachgedunkelt ist. Die vor der Injektion sternförmigen dicht verzweigten Schwimmhautmelanophoren haben jetzt dichte, engmaschige Netze gebildet. Das Kontrolltier hat seine mittelhellgrüne Farbe, sowie den Ballungszustand seiner Schwimmhautmelanophoren nicht geändert. Nach 3 Stunden (p. i.) ist das Versuchstier schwarz, das Kontrolltier noch immer unverändert. Selbst ein 15stündiges Trockenhalten der Tiere führte keine Aufhellung des Versuchstieres herbei. Die Veratrinkontraktionen wurden bis zur 22. Stunde (p. i.) beobachtet, dann trat eine vollkommene Lähmung ein. Selbst nach 21stündigem Trockenhalten, also 26 Stunden nach der Injektion ist das Versuchstier noch immer schwarzgrün, während das Kontrolltier zu dieser Zeit ganz hellgrüne Färbung aufweist. Erst nach 41 Stunden (p. i.) ist auch das Versuchstier hellgrün geworden, und zwar nach einer 37stündigen Trockenperiode.

aber es ist selbst zu dieser Zeit noch etwas dunkler als das Kontrolltier. In der 42. Stunde (p. i.) werden wieder gedehnte spontane Veratrinkontraktionen beobachtet. Ein folgender 19stündiger Aufenthalt der Tiere in der 15° warmen Dunkelkammer im seichten Wasser führt eine starke Verdunkelung des Versuchstieres herbei, während jene des Kontrolltieres nur mäßige Grade erreicht hat. Auch nach 95 Stunden 31 Minuten (p. i.) ist das Veratrintier noch immer dunkler als das Kontrolltier, es zeigt zu dieser Zeit eine stärkere Reaktion auf Feuchtigkeit und Licht gegenüber dem Kontrolltier. Erst nach dieser Zeit beginnt die Veratrinwirkung langsam zu verschwinden.

Die übrigen Versuchstiere, denen Dosen von 0,2—1,0 mg Veratrin injiziert worden waren, konnten nur bis 3 Stunden nach der Injektion beobachtet werden. Während der dann folgenden 12stündigen Beobachtungspause sind sämtliche Versuchstiere gestorben. Auch bei diesen Tieren konnten schon nach 10 Minuten (p. i.) die typischen Veratrinkontraktionen beobachtet werden, ferner zeigten sämtliche Versuchstiere die charakteristische intensive Verdunkelung, wie sie voranstehend beschrieben worden ist. Zwischen 1. und 2. Stunde (p. i.) war die vollständige Lähmung eingetreten. Bei Dosen von 0,8—1,0 mg Veratrin war schon nach 1 Stunde 40 Minuten (p. i.) Stillstand des Blutkreislaufes eingetreten. Nach 15—18 Stunden (p. i.) war bei einzelnen Tieren (Versuche mit 0,2—0,4 mg) sogar schon die Totenstarre vorhanden und trotzdem waren die Versuchstiere dunkler als die lebenden Kontrolltiere und dunkler als vor Beginn des Versuches. In diesen Fällen handelt es sich um ein Ausbleiben der post mortem concentration Lister's (postmortale Pigmentballung, Biedermann's). Bei Dosen von 0,7—1,0 mg waren die Versuchstiere alle heller als vor der Injektion, weil die Totenstarre in diesen Fällen schon sehr weit vorgeschritten war.

Sämtliche Veratrinversuche ergaben bei *Rana esculenta* eine intensive Verdunkelungswirkung des Alkaloids.

Die Tatsache, dass es gelingt, durch geringe Mengen chemischer Substanzen, welche dem organischen Leben entstammen, gesetzmäßige Farbenveränderungen an Tieren hervorzurufen, beansprucht allgemein biologisches Interesse, zumal der Farbenwechsel der Tiere in der Darwin'schen Hypothese von der geschlechtlichen Zuchtwahl einen großen Raum einnimmt; spricht doch diese Hypothese direkt von einem „Hochzeitskleid". Aber auch sonst hat die Selektionshypothese viel Wert auf die Farbenerscheinungen des Tierkörpers gelegt, wie die Lehre von den Schutz- und Schreckfarben zur Genüge zeigt. Ich hatte bereits

früher[1]) einmal die Gelegenheit ergriffen, gegen diese durchaus anthropomorphistischen Anschauungen und Übertragungen auf das Tierleben Stellung zu nehmen, und die Entstehung, sowie den Wechsel der Tierfärbung als ein rein physikalisch-chemisches, also mechanistisch zu erklärendes Problem hinzustellen. Wenn wir den Farbenwechsel im Sinne der Sexualselektion, oder der Selektionstheorie betrachten, dann verlassen wir den Boden der naturwissenschaftlichen Betrachtungsweise überhaupt, denn nach der ausgezeichneten Definition des bekannten Freiburger Philosophen Rickert ist die Naturwissenschaft die wertfreie Betrachtung der Dinge. Wenn wir aber, wie es die Selektionstheorie tut, wertende Betrachtungen an einen Naturvorgang anlegen, dann haben wir die strenge Naturwissenschaft verlassen und haben uns der Naturgeschichte, also einer historischen Disziplin, zugewandt. Diese kann uns aber über das ganze Problem des Farbenwechsels keinen vom Standpunkt des Naturforschers befriedigenden Aufschluss geben. Vor allem ist eine Erklärung des sogen. Hochzeitskleides auf Grund der Sexualselektionshypothese schon deshalb eine naturwissenschaftliche Unmöglichkeit, weil sie bei den Tieren nicht nur logische Denkprozesse voraussetzt, sondern ein direktes ästhetisches Empfinden unbedingt fordern muss. Wer wollte aber über so komplizierte und hochstehende psychische Vorgänge, wie sie eine Ästhetik der Farbe darstellt, bei Tieren etwas Bindendes auszusagen wagen?

Die einzig naturwissenschaftlich befriedigende Erklärung des ganzen Problems des Farbenwechsels kann deshalb nur auf Grund einer mechanistischen Betrachtung gewonnen werden. Eine solche erscheint nun auch für das sogen. Hochzeitskleid der Tiere möglich. Was im speziellen die Farbenveränderungen der Frösche während der Sexualperiode anlangt, so ist vor allem an die Untersuchungen von Wittich's zu erinnern, die gezeigt haben, dass eine längere Hungerperiode die ursprünglich schön grün gefärbten Tiere missfarben braun erscheinen lässt, dass aber das ursprünglich schöne Grün bei entsprechender Nahrungsaufnahme der Tiere wieder zurückkehrt. Derartige Bedingungen liegen nun auch bei den in der freien Natur lebenden Fröschen vor. Nach dem Nahrungsmangel des Winters beginnt mit dem Frühling kurz vor der Geschlechtsperiode wieder die Zeit der reichlichen Ernährung, die zur reicheren Färbung Verursachung abgibt. Aber dieses Moment allein ist noch nicht imstande, das Zustandekommen eines besonderen Hochzeitskleides ausreichend zu erklären, es bietet nur eine kleine Vorstufe zu einer mechanistischen Erklärung. Hier

1) Fuchs, R. F., E. Fischer's (Zürich) experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen. 16. Bd. 1903.

müssen wir vielmehr mit besonderem Nachdruck auf die Untersuchungen von Rörig[1]) über die Beeinflussung der Geweihbildung bei den Cerviden durch die Geschlechtsdrüsen hinweisen. Diese Beobachtungen können dadurch erklärt werden, dass den Geschlechtsdrüsen außer der Produktion der Geschlechtsprodukte noch eine besondere innere Sekretion zukommt, durch welche verschiedenartige trophische Einflüsse ausgeübt werden, welche namentlich die Bildung der sekundären Geschlechtscharaktere verursachen. Diese trophischen Einflüsse der Geschlechtsdrüsen sind nicht eine haltlose Hypothese, sondern eine durch zahlreiche Kastrationsversuche experimentell gut fundierte Annahme.

Wenn wir nun die Annahme machen, dass zur Zeit der Geschlechtsperiode der Frösche mit der starken Entwickelung und Sekretion der Geschlechtsprodukte auch die innere Sekretion der Geschlechtsdrüsen eine erhebliche Steigerung erfahren muss, dann haben wir eine Quelle zur reichlichen Entstehung chemischer Stoffe gefunden, welche wie die in den Pflanzen erzeugten Alkaloide einen energischen Einfluss auf den Farbenwechsel ausüben könnten. Meine Untersuchungen lassen diese Möglichkeit um so wahrscheinlicher erscheinen, als sie gezeigt haben, dass selbst durch sehr kleine Mengen, Bruchteile von Milligrammen, tagelang anhaltende Farbenveränderungen erzeugt werden können. Um meiner Annahme, der im Hochzeitskleid der Frösche zum Ausdruck kommende Farbenwechsel sei durch Produkte der inneren Sekretion der Geschlechtsdrüsen bedingt, besser zu stützen oder zu prüfen, werde ich Versuche mit Organextrakten aus den Geschlechtsdrüsen der Frösche anstellen; und zwar müssen Extrakte von beiden Geschlechtsdrüsen (Hoden und Ovarien) sowohl vor, als während, sowie nach der Sexualperiode hergestellt werden, und diese Extrakte dann bei beiden Geschlechtern zu verschiedenen Zeiten auf ihre koloratorischen Wirkungen geprüft werden. Auch die Tatsache, dass die Farbenveränderungen des Hochzeitskleides bei den Männchen stärker hervortritt als bei den Weibchen, wird durch meine Versuche insoweit verständlicher, als diese gezeigt haben, dass den Männchen überhaupt eine größere Erregbarkeit des koloratorischen Apparates zukommt. Freilich ist damit die Frage nach den Faktoren, durch welche sie bedingt wird, noch nicht gelöst. Wohl aber zeigt es sich, dass es sich dabei nicht um vitalistische Zweckmäßigkeiten, sondern gewiss um mechanistisch bedingte Notwendigkeiten handeln muss.

Die zweite Tatsache von allgemeinem biologischem Interesse, welche die vorliegende Untersuchung ergeben haben, ist der ex-

1) Rörig, A., Über Geweihentwickelung und Geweihbildung I—IV. Archiv f. Entwickelungsmech. der Organismen, 10. u. 11. Bd. 1900.

perimentelle Nachweis funktioneller, also physiologischer Verschiedenheiten bei nahe verwandten Arten. Solche Tatsachen müssen noch weiter durch vergleichend physiologische Studien gesammelt werden, denn sie sind vielleicht imstande, uns zu einer mechanistischen Analyse der Artentstehung zu führen. Wenn wir die Artentstehung zunächst auf zufällige Variationen zurückführen, welche durch die Selektion befestigt worden sind, so müssen wir uns ehrlich eingestehen, dass eine solche auf dem Boden der Selektionstheorie fußende Erklärung eigentlich keine naturwissenschaftlich befriedigende ist, weil wir bei jeder selektionistischen Erklärung immer mit wertenden Urteilen operieren, also eine historische, aber keine naturwissenschaftliche Betrachtung anstellen. Erst wenn wir für die Artentstehung eine mechanistische Erklärung gefunden haben werden, können wir zufriedener sein. Für eine solche bietet aber die Erkenntnis, dass die Artmerkmale nicht nur morphologische, sondern auch physiologische sind, einen ersten Hinweis, da wir uns die Formdifferenzen der Arten nur durch allerdings noch unbekannte physikalisch-chemische, also mechanistische Faktoren hervorgebracht denken müssen. Je mehr physiologische Artunterschiede aufgedeckt werden, um so eher werden wir Aussicht haben, die die morphologischen Artunterschiede bewirkenden Faktoren zu erkennen, weil die Form und Funktion organisierter Materie in einem untrennbaren Kausalverhältnis stehen.

Eine mechanistische Analyse der Artentstehung kann natürlich niemals die Entstehung der Arten im Sinne der Darwin'schen Deszendenztheorie erschüttern, sie ist aber ein notwendiges Ziel der naturwissenschaftlichen Forschung, um jene Lücke auszufüllen, welche die im Wesen historische Betrachtungsweise der Selektionstheorie offen lassen muss, wenn wir eine rein naturwissenschaftliche Erklärung für die Entstehungsbedingungen der Variationen und damit auch der Arten anstreben. Selbst eine solche rein mechanistische Analyse wird den Wert der Selektionstheorie nicht verkennen, sie wird uns aber dazu führen, die oft allzu anthropomorphistischen Erklärungen der Selektionisten mit kritischen Augen zu besehen und des prinzipiellen Unterschiedes zwischen naturwissenschaftlicher und historischer Betrachtungsweise stets bewusst zu werden und zu bleiben.

Luigi Luciani. Physiologie des Menschen.

Deutsch von S. Baglioni und H. Winterstein. — Zweiter Band: Gr. 8, 526 Seiten. Jena, Gustav Fischer, 1902.

Von dem im Centralbl. Bd. XXV, S. 556 angezeigten Lehrbuche des römischen Physiologen Luciani liegt jetzt der zweite Band vor, welcher den Stoffwechsel behandelt. Der Band zerfällt

in neun Kapitel. Das erste behandelt die innere Sekretion von Schutzstoffen und bringt eine sorgfältig gearbeitete Übersicht unserer jetzigen Kenntnisse von den Funktionen der „Drüsen ohne Ausführungsgänge“: Schilddrüse, Glandula pituitaria und Nebennieren. Das zweite Kapitel behandelt die Verdauungsdrüsen, das dritte die Verdauungsvorgänge im Mund und Magen, das vierte diejenigen im Darm. Im fünften werden die Resorptionsvorgänge in Magen und Darm abgehandelt, im sechsten die Ausscheidungen im Darm. Das siebente und achte Kapitel behandeln die Bildung und die Ausscheidung des Harns; das letzte Kapitel handelt von der Haut und ihren Drüsen, Schweiß-, Talg- und Milchdrüsen, sowie von der Resorption durch die Haut.

Alles, was wir a. a. O. vom ersten Bande gerühmt hatten, gilt auch von diesem zweiten. Die breit angelegte und mit Sorgfalt durchgeführte Darstellung ist geeignet, auch dem Fachmann wertvolle Belehrung zu gewähren. Seltener noch als im ersten Bande wird er auf Bedenken über die Auffassung und Deutung der Tatsachen durch den Verfasser stoßen; dem Nichtphysiologen aber bietet der Band reiche Belehrung über ältere wie neueste Ergebnisse der Forschung in klarer und ansprechender Darstellung, so dass ihm das Studium des Buches auf das wärmste empfohlen werden kann. R.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Alphabetisches Namenregister.

A.

Abbe 698. 701. 702.
Abderhalden, E. 372. 375. 378. 381. 382. 383. 384. 430. 431. 432. 433. 434. 435. 436. 437. 438. 440. 441. 442. 444. 445. 446. 447. 824.
Abegg 228.
Abromeit, J. 174.
Adami 824.
Adlerz 803.
Adloff 66.
Albrecht, E. 713.
Alexander, G. 423.
Allen 886.
Almagia 442.
Alsberg, C. 447.
Ambronn 184.
Ammon 100. 101.
Anikin 110.
Anutschin 75.
Archangelsky 749.
Aristophanes 851.
Aritoles 221.
Arndt 411.
Arnim, Graf 387.
Arnold, J. 700. 710. 712.
Artom, C. 26. 204.
Ascherson, P. 133. 134. 169. 179. 194. 196. 318. 661.
Askenasy 240.
Asper, G. 490.
Austen 116.
Avenarius 79. 81. 82. 94.
Azara 41.

B.

Babuchin, A. 640. 641. 650. 652. 653.
Badariotti 804.
Baer, K. E. v. 300.
Baglioni, S. 910.
Balbiani 67. 358. 450.
Ballowitz, E. 643. 644. 646. 647. 655. 861.
Ballowitz, K. 861.
Bardeleben 74. 97.
Barfurth, D. 354. 356. 359. 361. 366. 368.
Barker, L. F. 445.
Barnhart, J. 168.
Bary, De A. 840. 841. 842.
Basedow 754. 760.
Bataillon 357.
Batalin 133. 136.
Bateson, W. 37. 41. 246. 292. 333. 410. 421. 422. 423. 425. 547. 560. 882. 883. 886. 887.
Baumann, E. 379. 764.
Beal, L. S. 162. 708.
Beaumé 28. 206.
Beck von Mannagetta 743.
Beddinghaus 612.
Behrens 487.
Beijerinck 64. 137.
Bell, Ch. 288.
Beneden, van E. 427. 428. 429. 771.
Bennett, A. W. 134. 179.
Bergell, P. 376. 380. 382. 430. 434. 445.
Bergmann, G. v. 441. 447.
Berkeley 80. 94.
Bernhard 468. 475. 479.
Bernouilli 169.
Bernstein, J. 344. 772.
Bethe, A. 125. 806.
Bezold 601. 607.
Biedermann, W. 180. 181. 184. 185. 190. 864. 865. 866. 867. 870. 873. 893. 905. 907.
Biffen 884.
Bimmermann, E. H. 866.
Bircher, H. 762.
Bittner 464.
Blaauw, F. E. 415.
Blackmann, F. 228. 230. 232. 233. 234. 239 241. 242.
Blanc 74.
Blasius, J. H. 515. 554. 555.
Boas, F. 317.
Boas, J. E. V. 43. 316.
Boys-Reymond, E. du 319.
Bois-Reymond, R. du 806.
Boll, F. 645. 655. 656.
Bolle, J. 450. 452. 542.
Bonaparte 515.
Bond 73.
Bondzynski, St. 439. 444.
Bonnet, R. 650.
Born, G. 355.
Boruttau, H. 159. 880.
Böttger, O. 419.
Bougainville 284.
Boveri, Th. 23. 47. 49. 50. 57. 59. 358. 365. 400. 403. 404. 412. 413. 427. 429. 774. 786. 788. 789. 838. 839. 846. 847.
Bozzi 840.
Branco 97. 100.
Braudes 427.
Brauer 490. 491. 496.
Braun, A. 481. 482.
Braus 355.
Bredig, G. 88.
Brehm, A. E. 335. 416. 417. 419. 420. 515. 516. 560.
Brehm, V. 224. 466. 468. 479. 480.

Breuer, J. S. 678.
Britton, N. L. 792.
Brodtmann 725.
Brown 701, 706.
Brown-Séquard 111. 624.
Brücke, E. 181. 863.
Bruns, P. 759.
Bryant 320.
Buchenau, Fr. 194.
Buchner, E. 239. 255.
Buchner, H. 239.
Buffon 39.
Bühler, A. 772.
Burbank, L. 609. 610. 611. 612. 613. 614. 615. 616. 617. 618. 619. 620. 621.
Burck, W. 129. 130. 131. 133. 134. 135. 136. 137. 138. 139. 140. 141. 142. 143. 161. 162. 163. 164. 165. 166. 167. 168. 170. 171. 173. 174. 175. 176. 177. 178. 193. 194. 196. 197. 198. 199.
Burckhardt, H. 469. 510.
Burdach, K. Fr. 850. 851. 853.
Burri 461.
Butschinsky 110.
Bütschli, O. 47. 51. 303. 344. 660. 718. 771. 775. 779.
Buttel-Reepen, H. v. 217. 624.

C.

Calkins, G. 504.
Candolle De, A. P. 225. 258.
Cannon, W. A. 793. 797.
Car, L. 320.
Caradja, A. 119. 120.
Carnegie, A. 791.
Carpenter 115.
Carrière 482. 483.
Castle, W. E. 294, 886.
Čelakowsky, L. 886.
Charcot 755. 757.
Chichkoff 44.
Child, C. M. 35.
Chmielewski 320. 841.
Cholodkowsky, N. 786.
Chudiakow 238.
Chun 479.
Chwolson, O. D. 159.
Cienkowsky 51.
Claus, C. 66.
Clausen, H. 227. 228. 233.
Clifford 223.
Cloetta 444.
Cohen 228.
Cohn, R. 378.
Cohnheim, O. 431. 432.
Cole, S. W. 374.
Colling 721. 722.
Cori, J. 224. 479.
Colucci 361.
Conradi 831.
Cope 246.
Carnalia, E. 449. 450. 452.
Cornévin 41. 76.
Correns, C. 141. 176. 199. 323. 333. 396. 398. 417. 424. 479. 882. 883. 885.
Corti, Marchese 600. 602.
Coville, Fr. V. 792. 796.
Cramer, E. 376.
Crampton 354.
Cuénot, L. 47. 290. 291. 294. 295. 296. 410. 421. 886.
Cunningham, D. 75. 162.
Curtis, C. C. 800.
Curtius, Th. 372. 377. 380.
Cuvier 514.
Cyon, E. v. 423.
Czapek, F. 160.

D.

Dahl, F. 3.
Dakin, H. D. 439.
Dallinger, W. H. 51.
Dangeard, P. A. 776.
Darbeshire 292. 293. 886.
Dareste 300.
Darwin, Ch. 3. 8. 10. 16. 22. 38. 97. 104. 133. 134. 135. 136. 137. 138. 166. 167. 175. 244. 246. 248. 249. 273. 412. 422. 423. 488. 511. 512. 513. 517. 527. 528. 531. 546. 548. 556. 558. 559. 560. 562. 578. 611. 770. 847. 882. 907. 909.
Darwin, Fr. 800.
Dastre 752.
Davenport 292. 357.
Dean, A. L. 438.
Dehler, A. 714.
Delafield 604.
Delage, Y. 24. 357. 358. 492. 774.
Denker, Alfr. 600.
Detlefsen 262.
Detmer 227.
Dihm 743.
Döderlein, L. 14. 15.
Doflein, F. 48. 50. 60. 450.
Dohrn, H. 752.
Dollo 246. 628.
Dombrowowsky, St. 444.
Donisthorpe 566.
Dorpinghaus, Th. 434.
Dorrer 537.
Dougal, Mac 792. 793. 794. 796.
Downing, E. R. 490. 491. 497. 498. 500. 502. 503.
Dragendorff 361.
Drechsel 371.
Driesch, H. 23. 35. 221. 341. 347. 354. 362. 363. 364. 365. 366. 368.
Drygalski, v. 174.
Drysdale, J. 51.
Du-Chaillu 284.
Dubois 99.
Duclaux 236. 238.
Düsing 137.
Duval-Jouve 136.
Dyar 122.

E.

Ecker, Al. 492. 493. 496. 498. 864.
Eckstam 196.
Ehrenberg 492. 493. 496.
Ehrenreich 285.
Ehrlich, F. 374. 375.
Ehrlich, P. 368.
Ehrmann, S. 864. 866.
Eichholz 658.
Eidam 234.
Eigennamen 42.
Eimer 44. 335. 596.
Ekman, S. 480.
Ellinger, A. 448.
Embden, G. 441. 442. 443. 444. 446.
Emery, C. 37. 74. 111. 358. 547. 579. 624. 628. 779. 802.
Endres 354. 362.
Engelmann, Th. W. 640. 641. 642. 644. 652. 653. 771.
Engler 134. 197.
Erdheim 760. 761.
Erdmann, J. E. 848.
Ernst, Chr. 210.
Errera, L. 226. 228.
Escalera 573. 574.
Escherich, K. 801. 802. 804. 805. 806.
Escherich, Th. 220.
Evart 511.
Ewart, J. C. 73. 239. 240. 426. 513. 517. 560. 644. 652. 653.

F.

Farabee 418.
Fauvel 571. 573. 574.
Favre, F. 820.
Fechner, Th. 83.
Federly 598. 599.
Felkins 284.
Fick, R. 413. 414.
Fischel, A. 354. 356. 361. 365.
Fischer 97.
Fischer, A. 787. 836.
Fischer, E. 109. 358. 448. 533. 534. 624. 908.
Fischer, Emil 371. 372. 373. 374. 375. 376. 377. 378. 379. 380. 381. 382. 383. 384. 431. 432. 435. 436. 440. 826.
Fischer, Hugo 160. 190. 221.
Fischer, J. v. 418. 420. 421. 426. 515.
Fleischmann, A. 577. 578. 604.
Flinders, Petri 287.
Floresco 752.
Flower 99.
Focke 882.
Folin, Marquis de 273.
Folin, O. 447.
Forbes 133. 163.
Forel, A. 77. 275. 320. 579. 625. 626. 627. 803.
Forssner, G. 446.
Forster 829.
Forstmann 362.
Fourneau, F. 378.
Fraipont 199.
Fraisse 362.
Francois 284.
Freihold, v. 170.
Friedmann, E. 374. 447.
Fries, R. E. 163.
Fritsch, G. 318. 644. 645. 646. 653.
Fromm, v. 537. 538.
Frosch 719.
Fuchs, C. 750.
Fuchs, R. F. 255. 287. 288. 296. 340. 863. 888. 908.
Fühner, H. 24.
Fuhrmann 67.
Fürth, O. v. 439. 752.

G.

Gabnay 259. 263.
Gad, J. 340.
Gaede 192.
Galton 247. 532.
Gamble, F. W. 24. 25.
Garrey, W. E. 685.
Garten, S. 654. 655.
Gärtner 882.
Gaule, J. 707. 708.
Gaupp, E. 864.
Geddes, P. 24.
Gegenbaur, C. 70. 74. 644.
Geoffroy-Saint-Hilaire, E. 37. 71. 548.
Gerassimow 358.
Gerlach, L. 300. 348.
Giard 634. 635.
Girschner, E. 633. 640.
Gisenius, P. 386.
Godron 194.
Goebel, F. 377.
Goebel, K. 130. 131. 134. 138. 141. 168. 169. 171. 173. 175. 177. 179. 198. 481. 486. 658. 738. 739. 740. 886.
Goette, A. 300. 788.
Goldmann 764.
Goldschmidt, R. 51. 53 69. 397.
Goldstein 361.
Goltz, F. 154
Gossler, v. 319.
Gottlieb, R. 764.
Götzinger 464. 479.
Gould 314.
Graebner 133. 136. 180.
Graf, A. 44.
Graff, v. 24.
Granata, G. 27.
Greenough 475.
Greenwood, M. 492.
Greil 72.
Grey, Asa 162.
Gross, J. 395. 508. 886. 887. 888.
Grosser, W. 169. 180.
Gruber, A. 358.
Grützner, P. v. 824.
Guaita 73. 886.
Gulik, J. T. 13.
Gull, W. 755.
Gutwinski, K. 320.
Guyer, M. F. 556.

H.

Haacke, W. 73. 423. 490. 886.
Haberlandt, G. 24. 257. 270. 450. 657.
Häcker, V. 181. 397. 398 399. 400. 412. 555. 556. 622. 835.
Haeckel, E. 97. 180. 302. 340. 342. 503. 577. 580. 782.
Hagens, v. 566.
Hahnel 690. 691.
Hales, St. 220.
Hall 752. 753.
Haller 44.
Hamann 42.
Hamburger, K. 47. 56. 57.
Hammarsten, O. 863.
Hansgirg, A. 175. 176. 178. 179. 180. 193. 194. 196.
Hari, P. 444.
Harrison, R. G. 355.
Hartig, R. 257. 259. 260. 263. 264. 265. 266. 270.
Hartmann, E. v. 77. 78. 94.
Hartmann, M. 789. 852.
Hartwig, W. 411. 415. 422.
Hatschek, B. 479. 524. 525. 526. 527. 528. 529. 530. 531. 532. 533. 534. 770. 847.
Hausen, C. 438.
Hauser, G 709.
Hayduck, F. 255.
Heckel 281.
Hedin 371.
Hedley 628.
Hedlund 743.
Heidenhain, M. 358. 359. 714. 718.
Heider 362.
Heincke 648.
Heinricher 886.
Heinz, R. 249.
Heller, H. 169.
Heller, J. F. 64.
Helmholtz, H. v. 600. 601. 603. 607. 608. 698. 702. 780.
Henderson, J. 438.
Henriksen, M. E. 18. 33. 37. 256.
Henriques, V. 438.
Henschel 537.
Hensen, V. 224. 601. 607. 771.
Herbst, C. 35. 350. 356. 357. 746.
Hering, E. 780.
Hering, Th. 870.
Hermann, L. 853.
Hertel, E. 865.
Hertwig, O. 228. 252. 298. 357. 527. 746. 770. 772. 835. 838. 839. 847. 851.
Hertwig, R. 46. 54. 56. 357. 358. 359. 362. 489. 746.

774. 775. 836. 838. 839. 840. 841. 847. 852.
Hertz 223.
Herxheimer, K. 710.
Herzstein 744.
Hesse, E. 633.
Heymons, R. 205.
Hildebrand 133. 137.
Hirsch, 725. 726.
Hirsch, R. 444.
His, W. 300. 350. 353. 359.
Höber, R. 207. 228. 249. 288. 748.
Hofer 358.
Hofer, B. 832.
Hoff, van t' 228. 229. 230. 233. 234. 240.
Hoffmann, H. 177. 483. 484.
Hofmeister, F. 370. 381.
Holck, P. 256.
Holmgren 196.
Hooke 822.
Hopf 309.
Hopkins, G. 374.
Horsley, V. 762.
Howard, H. B. 880.
Hoyer 870.
Hubbard, H. G. 161.
Huber, G. 223.
Huber, P. 802.
Hudson, G. V. 118.
Hurst 292. 886.
Huxley 22. 97.

I.

Ignatowsky 446.
Ihering, v. 804.
Ingen-Housz, J. 220. 221.
Ischikawa, C. 47. 48. 57.
Iver, Mac D. R. 287.

J.

Jacobson, Edw. 804.
Jacoby, M. 434.
Jagor 284.
Janczewski 615.
Janicki, C. v. 43. 769. 833.
Jickeli, C. 508.
Johannsen 887.
Joly, N. 27.
Jordan, H. 124. 143. 751. 752.
Jost, L. 225. 238.
Judd 45.

K.

Kahane, M. 701.
Kamerling 659.
Kanitz, A. 228. 229. 230. 234.
Kant, J. 77. 80. 780.
Karsten, G. 224. 840.
Kaserer, H. 190.
Kassowitz, M. 844. 847.
Katzenstein, A. 444.
Kayser 829. 830.
Keeble, Fr. 24. 25.
Keissler, K. v. 466. 467.
Kelling 822.
Kennel, J. 41. 512. 559.
Kent 51.
Kerner von Marilaun 136. 179. 193. 615.
Kettelhoit 580.
Keulemans 334.
Kienitz-Gerloff 221.
Kirchhoff 223. 298. 299.
Kirchner 170. 179. 193.
Kishi, K. 423.
Kjeldahl 766.
Klaatsch 97.
Klebahn, H. 841.
Klebs, G. 344. 350. 774. 776. 777. 836. 852.
Kleinenberg, N. 491. 492.
Kleinpeter, H. 223.
Kleinschmidt 516.
Klemm, P. 662.
Klunzinger, C. B. 633. 634. 636. 639.
Knight 257. 264. 265.
Knipowitsch, N. M. 39.
Knoll 479.
Knoop, F. 374. 441.
Knuth 136. 161. 162. 164. 169. 170. 179.
Kny 257. 258. 262. 263. 266.
Koch, C. L. 5.
Koch, R. 828. 829. 831.
Kocher 756. 757. 758.
Koehne 197.
Kohl, F. G. 801.
Kohl, P. 575.
Kohlbrugge 284.
Kohlwey 540.
Koken 246 579.
Kölliker, A. 37. 547. 644. 649. 655.
Kollmann, J. 286. 304. 305. 306. 307. 308. 309. 310. 311. 314. 316.
Koltzoff, N. K. 854.
Korschinsky, S. 37. 246. 385. 547. 550.
Kossel, A. 371. 373. 432. 439. 440.
Kossmann, R. 15. 244. 245. 246. 247.
Kowalevsky, W. 40.
Kowalewsky, K. 442.
Krabbe 259. 262. 263. 264.
Kranichfeld, H. 15. 16. 244.
Krapfenbauer 489. 497. 500. 502. 506.
Kraus, F. 433.
Kraus, G. 259. 260.
Kreidl, A. 423.
Kreusler, U. 227. 242.
Kries, J. v. 879.
Kronfeld 743.
Krüger, H. 446.
Krupp, F. A. 319.
Kuckuck 479.
Kühne, W. 81. 370. 435.
Kükenthal, W. 66.
Kupelwieser, H. 463. 744.
Kupelwieser, K. 463.
Kusnezov, N. J. 116.
Kutscher, Fr. 273. 436. 439. 442.

L.

Laloy 116.
Lamarck 335.
Lambert 423.
Lang, A. 47. 48. 411. 415. 422. 426. 549. 560. 787.
Lange, Fr. A. 770.
Langendorff, O. 880.
Langkavel, B. 514.
Langstein, L. 440. 441.
Lankester 42.
Laplace 780.
Lars 115.
Lataste 74.
Laurent 492. 494. 499.
Lavoisier 221.
Leclerc du Sablon 658.
Le Conteur 390.
Lebert 450.
Leech, J. H. 121.
Léger 47. 429.
Leisewitz, W. 630.
Leitgeb 800.
Lemmermann, E. 224.
Lemoine 615.
Lenz 284.
Leod, Mac 134. 196. 743.
Lérat, P. 397.
Lesbre 76.
Lesser 438.
Leuchs, H. 440.
Leuckart, R. 633. 771. 783.
Leydig, F. 864.
Liebe, Th. 515. 553. 555.
Liebmann, O. 848. 849.
Liemberger 479.
Lifschütz 751.
Lilljeborg 469.

Linden, M. Gräfin von 44. 190. 210. 580.
Lindman 138. 179.
Linné, K. 97. 490.
Lipstein, A. 446.
Lister, J. 865. 866. 870. 893. 905. 907.
Livingston, B. E. 793. 797.
Lloyd, F. E. 791. 793. 799.
Lock 242.
Locke 79.
Loeb, J. 25. 34. 36. 151. 205. 206. 207. 256. 357. 361. 744. 745. 746. 838.
Loew, E. 129. 161. 193. 462.
Löffler 698.
Lönnberg, E. 419. 516. 554. 555.
Loppens, K. 320.
Lotze 221. 300.
Löw, O. 374. 440.
Löwenthal, W. 840.
Löwi, O. 438. 442.
Löwis, O. v. 416. 554.
Löwy, A. 447.
Lubbock 215.
Luciani, L. 910.
Ludwig 137. 743.
Lühe, M. 47. 49. 50. 59.
Luschan, v. 309.
Luja 573. 574. 804.

M.

Maas, O. 362.
Macfarlane, J. M. 792. 884. 887.
Mach, E. 79. 81. 94. 220. 223.
Magnus, P. 178. 195.
Maillot 453. 535. 536.
Malme 163.
Malpighi 257.
Malsen, v. 503.
Man 512. 519.
Manasse 376.
Mandoul 274. 282.
Mantia 286.
Marcus, H. 427.
Marshall, W. 492. 493. 495. 496.
Martens, E. v. 515.
Martensen 634.
Matthaei 228. 230. 232. 234. 242.
Maupas, E. 46. 54. 56. 59. 358. 771.
Mayer, P. 374.
Mazzarelli, S. 62. 831. 832.
Mehring 336.
Meissner 427.
Mendel, Gr. 73. 165. 289. 290. 292. 294. 321. 323. 324. 325. 326. 327. 328. 329. 330. 331. 333. 334. 395. 396. 397. 398. 399. 400. 401. 402. 403. 404. 406. 408. 409. 410. 412. 414. 415. 417. 418. 419. 421. 422. 423. 424. 425. 426. 511. 513. 514. 518. 520. 521. 545. 546. 549. 550. 557. 559. 560. 561. 621. 622. 624. 779. 882. 883 884. 885. 886. 887. 888.
Mendelsohn 101.
Menzbier 517. 559.
Merian 480.
Metschnikoff 364.
Metzner, R. 880.
Meves, Fr. 711. 714. 717. 861.
Meyer 803.
Mez 743.
Miclucho-Macley 284.
Middendorf, A. v. 516. 554.
Millardet 884.
Millon 375.
Miyoshi 463.
Möbius, M. 39. 837. 840. 851. 852.
Mohl, H. v. 257. 258.
Mohr, L. 441. 446.
Molisch, H. 64. 479.
Moniez 635. 640.
Montgomery 24. 40.
Monti, R. 320. 361.
Morgan, T. H. 23. 38. 289. 354. 361. 362. 364. 368. 886.
Mörner, K. A. 373. 863.
Mortensen 639.
Morton 99.
Mosso, A. 700. 710.
Mrázek 44.
Müller 192.
Müller, Fr. 440.
Müller, Fritz 142. 143. 169. 198. 720.
Müller, H. 137.
Müller, H. F. 701. 704.
Müller, Joh. 125.
Murray, G. R. 762. 763.
Muschenbroeck 263.
Muskens 653.
Musset 264.

N.

Nagel, W. 601. 879. 880.
Nägeli, C. 7. 253. 450. 525. 527. 530. 660. 665. 771. 780. 782. 837. 838 844. 847.
Naumann, J. H. 517. 518.
Nehring 336.
Němec, B. 686.
Nencki 442.
Nernst, W. 843.
Neuberg, C. 374. 376 445. 446. 447.
Neumann, L. 356.
Neumeister, R. 441.
Newton, A. 334.
Niccforo 286. 314.
Nieuwenhuis 284.
Nill 419.
Nilsson, N. H. 388. 389. 390. 394. 395.
Noll 419. 560.
Noorden, C. v. 443.
Nördlingen 264.
Nuesch 99. 286. 310. 311.
Nussbaum, M. 358. 368. 489. 491. 492. 493. 500.
Nüsslin 479.

O.

Obersteiner 624.
Ogneff, J. 647. 653. 654.
Oltmann, Fr. 842.
Oppenheimer, C. 441.
Orbigny, d' 285.
Ord, W. M. 755.
Ostwald, W. 77. 85. 88. 89. 223. 529. 843. 854.
Otto 379.
Overton 749. 752.

P.

Pacini 646.
Pagenstecher 181.
Pallas 508.
Pander 300. 350.
Paneck, K. 444.
Pantanelli 234. 236. 241. 243.
Pascher, A. 224.
Pascucci, O. 720.
Pasteur, L. 449. 450.
Pauly 374.
Pawlow, J. 384. 827.
Pearson 223.
Pedaschenko 67.
Penck 479.
Penzig, O. 481. 484.
Pérez, Ch. 60.
Pertz, Doroth. 743.
Peter 228.
Pettenkofer, M. v. 829.
Pfaundler, L. 192.
Pfaundler, M. 381. 446.

Pfeffer, W. 227. 240. 241. 359. 749. 779. 788.
Pflüger, E. 91. 302. 347. 349. 761.
Pick, E. P. 370.
Pick, F. 381.
Piepers 208. 209. 210.
Pierantoni, U. 832.
Pinchot, Gifford 792.
Plate, L. 13. 14. 69. 524. 547. 775. 888.
Plato 848. 849. 851.
Plaut, M. 444.
Pluskal 481.
Pohl, J. 749.
Poirault, G. 842.
Poirier 320.
Pollak, L. 439.
Popoff, M. 272.
Porsild, M. P. 256.
Portschinsky 634.
Pouchet 273.
Pouillet 192.
Poulton 117.
Poutalès, de 275.
Prandtl, H. 51. 397. 743.
Pravaz 871.
Pregl, F. 444.
Prince 273.
Profé 66.
Prowazek, S. v. 50. 51. 53. 58. 836. 840. 841. 842.
Przibram, H. 366. 645.

Q.

Quatrefages 513.
Quetelet 245. 247. 314.
Quimos 284.
Quincke 303.
Quinton, R. 26.

R.

Rabl, C. 298. 358. 412. 532.
Raciborski, M. 842.
Rádl, Em. 677.
Raehlmann, E. 699. 704. 710.
Rahon 315.
Ranke, J. 285. 304. 314.
Ranvier 655.
Rathoy 743.
Rauber, A. 300. 366.
Rawitz, B. 110. 423.
Ray 42.
Rayleigh, Lord 702.
Reach, P. 381.
Rebel 122.
Reed, M. 362.
Reese, H. 444. 446.
Regnell 163.
Reiche 169.
Reichelt, H. 224. 608.
Reichenbach 217.
Reichert 469. 472. 475. 479. 608.
Reichert, Alex. 640.
Reichert, C. 704.
Reid 69. 101.
Reimbold, B. 436. 438.
Reinke, F. 358. 361.
Reinke, J. 7. 221. 241.
Remer 743.
Rengger 804.
Retzius, G. 100. 601. 604. 606. 607. 643. 644.
Reverdin 756. 758.
Rhumbler, L. 51. 303. 344. 358. 359.
Ribbert 368.
Ribot, Th. 513.
Richet 103.
Richter, P. 445.
Rickert 908.
Rimpau, W. 387. 390. 391. 392. 393. 394. 395. 882.
Ritter 420.
Ritthausen, H. 378.
Robertson, Ch. 162.
Robin, Ch. 644.
Roerig, A. 356. 418. 419. 556. 909.
Roger, J. 625.
Rohde, F. 375.
Rollet, A. 642. 647. 648. 650.
Rolph, W. H. 775. 776.
Romanes, G. 13.
Romanow 624.
Rona, P. 431. 438. 442.
Rosa 40. 69.
Rösel v. Rosenhof, A. J. 491. 493.
Rosenthal, J. 3. 76. 77. 95. 221. 223. 254. 297. 863.
Rosenthal, W. 697. 831.
Rössler 138. 179.
Rossogonoff 181.
Rousseau, E. 62. 318. 320.
Roux, W. 296. 297. 298. 299. 300. 302. 303. 340. 341. 342. 343. 344. 345. 346 347. 348. 349. 350. 351. 352. 353. 357. 358. 359. 360. 361. 362. 363. 364. 365. 366 367. 368. 369. 782. 851. 853.
Rowntree 72.
Roy 824.
Rubin 361.
Rückert 835.
Ruepprecht 474.
Rümker, K. v. 391.
Ruttner 470. 479.

S.

Sabanjeeff 281.
Sace 558.
Sachs, J. 221. 225. 226. 264. 649. 800.
Sala 364.
Salaskin, S. 442.
Salensky, W. 199.
Salkowski, F. 442. 444.
Salomon, H. 441.
Samter, M. 205. 224.
Samuely, Fr. 370. 430. 434. 441. 442. 444. 446. 828.
Sansou 73.
Sarasin 70. 284. 318.
Sartorius 475.
Saunders 333. 884. 885.
Schäfer 239.
Schäfer, K. L. 601.
Schaper, A. 351. 355. 357.
Schaposchnikow, Ch. 116. 119. 123.
Schaudinn, Fr. 47. 48. 49. 51. 53. 58. 777. 787. 836. 840. 841. 842. 847.
Scheben 429.
Schenck, Fr. 439.
Schenk 803.
Schiff, M. 755. 756. 758. 759. 762.
Schiller 540.
Schimkewitsch, M. 37. 65. 67. 97. 775.
Schimper, A. F. W. 271. 741.
Schinz 658.
Schittenhelm, A. 442. 444. 446. 447.
Schively, A. 134. 138. 139. 171.
Schlosser 30.
Schmankewitsch, W. J. 30. 110. 204. 205. 206.
Schmidt, Alex. 536. 537.
Schmidt, E. 99. 310. 311.
Schmidt. J. 446.
Schmidt, M. 512. 515.
Schneider 580. 581. 582.
Schneider, Ant. 427.
Schneider, G. 320.
Schneider, K. C. 76. 95.
Scholz, W. 768.
Schopenhauer, A. 77. 78. 777. 778. 789. 790. 848. 849.
Schotten 379.
Schouteden, H. 320.
Schreber 337.

Schribaux 394.
Schröder, Chr. 116. 122. 547.
Schrodt 658. 659. 722.
Schultz, Eug. 359. 788.
Schultze, Max 362. 645. 646. 708.
Schultze, Osk. 500. 640.
Schulz, A. 172. 179. 196.
Schulz, Osk. 287. 754.
Schulze 371.
Schulze, F. E. 319.
Schulzen 442.
Schuppe 79.
Schütt 284.
Schwalbe, G. 46. 68. 75. 97. 311. 312.
Schwangart, F. 632.
Schwarz 257. 258. 260. 265.
Schwarz, L. 751.
Schwarzschild 380.
Schweinfurth 283. 284. 317. 318.
Schwendener 657. 658. 665. 721. 725. 739.
Scott, J. 41. 134. 138. 246.
Scudder, S. H. 209.
Secchi 275.
Seemann, J. 436. 439. 442.
Seibert 606.
Selenka, E. 43.
Sellheim, H. 880.
Senebier 221.
Senn 836.
Sergi, G. 285. 286. 310. 314. 316.
Serpa Pinto 284.
Sheriff 390.
Shibata 242.
Siebold, C. V. 26. 27. 30. 31.
Siedentopf, H. 698. 699. 701. 702. 704
Siedlecki 47. 60.
Siegel, J. 699. 702.
Siegfried, M. 370. 377. 381. 382. 435. 863.
Sikora 804.
Simon, Ch. E. 447.
Simroth, H. 334. 338.
Skraup, Kd. St 375.
Smith, J. J. 133.
Snyder, K. 252.
Solms-Laubach, Graf 136.
Sommer 111. 624.
Sorauer 800.
Sonntag 267. 270.
Sörensen 375.
Spalding, E. S. 793.
Spalding, V. M. 793. 796. 799.
Spemann 356. 362. 364.
Spencer, H. 117. 253. 770. 772. 783. 844. 847.
Spuler, A. 188. 690. 691.
Staats von Wacquant-Geozelles 550.
Stabel, H. 764.
Stallo 223.
Standfuß 73. 109. 358. 416. 508. 509. 510. 535. 537. 539. 548. 551. 552. 553. 559. 624.
Stanley, H. 284.
Staudinger, O. 120. 122. 690. 695.
Stauffacher, H 678.
Stazzi, P. 832.
Steinach, E. 864. 870. 905.
Steinbrinck, C. 657. 721.
Steinert 552.
Steinmann 579.
Stricker 649.
Stephen 109.
Stockmayer 466. 467. 479.
Stolte, K. 442.
Stookey, L. B. 370.
Strasburger, E. 138. 407. 770. 772. 833. 835. 838. 842. 847.
Strassen, zur 358. 359. 364.
Strasser 300.
Strümpell, A. v. 757.
Studer 317.
Stutzer, A. 386.
Sutton, W. S. 24. 400. 404.
Suzuki, U. 374. 463. 542.

T.

Tangl 359.
Taubert 134.
Tayer 274.
Ten-Kate 285. 304.
Terni 832.
Ternuchi, J. 431. 444.
Thayer 45.
Thesing, C. 710.
Thiebaud 320.
Thiele 241. 444.
Thiem 334. 335.
Thienemann, J. 517.
Thilenius 286. 309.
Thomson, G. M. 169.
Thornburg, J. M. 618.
Thumm, J. 474.
Tiemann, Fr. 514. 559.
Tietz 540.
Tigerstedt, R. 879.
Topinard 99.
Töply, R. v. 220.
Tornier 74.
Toyama, K. 321.
Trembley, A. 491. 493 494. 499.
Trendelenburg 633.
Tschermak, A. 880.
Tschermak, E. 199. 323. 333. 336. 410. 412. 881. 882. 886.
Tschudi 419.
Turner 99.

U.

Uexküll, J. v. 147. 158.
Ule 142. 143. 162. 163. 198.
Ulmer, G. 320.
Umber, F. 433.
Unger 800.
Urban, J. 197.
Ursprung, A. 257. 744.

V.

Valaskin, S. 378.
Vanhöffen 174.
Velenovsky 482.
Velten 239.
Verschaffelt, J. 662.
Versluys, J. 46.
Verson 450. 542.
Verworn, M. 49. 297. 303. 779. 788. 789.
Viehmeyer 802.
Vigener 44.
Vinciguerra, D. 63. 832.
Virchow, R. 285. 319.
Vöchting 168. 175. 238.
Vogler, P. 224. 252.
Vogt, C. 97. 508.
Vries, de H. 37. 38. 40. 69. 136. 138. 139. 140. 141. 173. 199. 246. 248. 308. 323. 333. 337. 340. 344. 385. 396. 400. 401. 406. 407. 408. 409. 412. 424. 483. 484. 488. 518. 519. 520. 521. 522. 523. 527. 528. 530. 545. 546. 547. 548. 549. 550. 557. 559. 560. 561. 609. 621. 624. 779. 882. 884. 885. 886. 887.

W.

Wagner, F. v. 577. 578. 579. 580.
Wagner, R. 314. 517. 548.
Waldeyer, W. 427. 774. 779.
Wallace 98. 181. 245. 273.
Walsingham, Lord 116. 118. 119.

Walter, B. 181. 188. 190. 280.
Warburg, O. 372.
Warming, E. 174. 196.
Warnstorf, C. 179. 193.
Warren, J, M. 880.
Wasmann, E. 104. 105. 212. 215. 565. 802. 803. 804. 805. 806.
Webb, R. J. 162.
Weberbauer 658.
Wegscheider, R. 220.
Weichard 110.
Weidenreich, F. 700. 713. 714. 715. 717. 718. 719.
Weigert, C. 367. 710.
Weinberg, R. 282. 304.
Weinland, D. 511. 516. 558.
Weismann, A. 38. 42. 45. 109. 245. 246. 247. 248. 249. 253. 340. 358. 367. 396. 404. 463. 521. 525. 527. 528. 530. 546. 547. 562. 572. 621. 624. 772. 773. 774. 778. 779. 783. 785. 786. 787. 788. 789. 790. 833. 834. 836. 837. 838. 839. 846. 847. 888.
Weiß, O. 880.
Weldon 333.
Wendelstadt 362.
Wesenberg-Lund 479. 480.
Westphal 624.
Wetzel 362.
Weule, K. 284. 309.
Weyl, Th. 376.
Wheeler, W. M. 628. 629. 805.
Whitman, C. O. 256.
Wiechowsky, W. 443.
Wiesner, J. 220. 257. 259. 261. 262 267. 271. 340.
Wild, v. 192.
Wilhelm 263.
Willemoes-Suhm, R. v. 418.
Willis 138.
Wilser 314.
Wilson, E. B. 23. 34. 284. 294. 365.
Wimmer 338.
Windaus, A. 374.
Winterstein, H. 910.
Wittich, von 864. 865. 866. 867. 908.
Wöhler 853.
Wohlgemuth, F. 445.
Wohlgemuth, J. 375. 434. 443. 447.
Wohlgemuth, M. 446.
Wolf 284.
Wolff, G. 15. 361.
Woltereck, R. 463. 480. 608.
Wolters, M. 47.
Wolterstorff, W. 414.
Woods, A. F. 462.
Woodward, R. S. 792. 794.
Wundt, W. 83.

Y.

Yung, E. 508.

Z.

Zacharias, O. 62. 63. 223. 224. 249. 250. 251. 252. 320. 428. 832.
Zederbauer, E. 50. 466. 468. 480.
Zeiß, C. 475.
Zeller 510.
Ziegenbein 227.
Ziegler, H. E. 47. 56. 58. 59. 358. 402. 403. 412. 621. 622. 623. 624.
Ziehen 79. 81. 94.
Zimmermann, A. 658. 665.
Zoja, R. 362. 439. 491. 493. 494.
Zoth, O. 879.
Zsigmondy, R. 720.
Zuckerkandl 43.
Zunz, E. 381.

Alphabetisches Sachregister.

A.

Absterben 671.
Actinophrys sol 47.
Afrika 283.
Akustik 192. 600.
Albinismus 417. 511.
Alkaloide 870. 888.
Ameisen 210. 565. 624. 801.
Ameisengäste 565.
Ameisennester 210.
Amerika 285. 791.
Aminosäuren 371. 430
Amphimixis 769. 833.
Anergates 627.
Anisotropie 662.
Anneliden 199.
Anodonta 856.
Anonaceen 132.
Anpassung 6. 366.
Anthropogenese 282. 304.
Anthropologie 97. 282. 304.
Araneiden 4.
Archianneliden 199.
Artemia salina Lin. 26. 204.
Artentstehung 3. 15. 38. 65. 97. 244. 385. 395. 508. 545. 565. 881. 910.
Ascaris 427.
Asien 284.
Assimilationskurve 230.
Astaeus fluviatilis 751.
Atavismus 73. 405.
Atmung 227.
Atropin 872.
Austrocknen 671.
Autogamie 194. 840.

B.

Bakteriologie 828.
Bastarde 289. 321. 395. 508. 545. 609. 881.
Bauprinzip, dynamisches der Schrumpfungsmechanismen 660.
Befruchtung 46. 129. 161. 623. 744. 769. 833.
Beleuchtung, Wirkung auf das Dickenwachstum 260. 263.
Berberis vulgaris 725.
Binnendruck in elastischen Hohlgebilden 806.
Biochemie 160. 190. 255. 370. 430. 748. 824.
Biologie allgemeine 3. 15. 18 33. 37. 65. 97 116. 129. 161. 221. 224. 225. 252. 296. 340. 385. 395. 508. 524. 545. 565. 621. 769. 833. 881. 907.
Blütenbiologie 129 161. 193. 481.
Bohrmechanismus 732.
Blut 697.
Blutkörperchen 697.
Blutstäubchen 701.
Bogengangsapparat 678.
Branchipus 204.
Brachythecium velutinum 730.
Bradypodicole hahneli Spuler 690.
Brucin 874.
Bufo vulgaris 633.

C.

Cachexie pachydermique 755. strumipriva 755.
Campanula uniflora 174.
Cardamine pratensis 481.
Cardiocondyla 627.
Carnegie-Institution 791.
Catalogue international of scientific Literature 254.
Catocala 116.
Ceratodon purpureus 728.
Chasmogamie 130. 164.
Chemie, physikalische 753.
Chemie physiologische 824.
Chitin 630.
Chromosomen 402. 622. 834.
Circetus 334.
Cocain 878.
Coleopteren 180.
Coniin 888.

Contrastfärbung 116.
Convoluta roscoffensis Graff 24.
Coronella austriaca 859.
Craniologie 98.

D.

Darm 199.
Darmkatarrh 449.
Defektrassen 422.
Degeneration 317.
Deszendenzlehre 3. 97. 282. 304. 576 881.
Determination 347.
Determinationsfaktoren 343.
Deutsches Reich 828.
Dianthus prolifer 667.
Dickenwachstum, exzentrisches 257.
Digitalis purpurea 672. 725.
Dihybride 327.
Dinarda 565.
Disposition 448. 534.
Doppelbildungen 364.
Dorylinengäste 571.

E.

Ei 744.
Eiablage 218.
Eibildung 495.
Eisenresorption 751.
Eiweiss 255. 370. 430.
Elattocephalie 285.
Elektion 748.
Elektrizität 159.
Elektrophysiologie 641.
Energie, vitale 88.
Entamoeba coli 48.
Entwickelungserregung 744.
Entwickelungshemmung 69.
Entwickelungsmechanik 18. 26. 33. 225. 257. 296. 340. 489. 580. 744. 769. 838.
Epinastie 263. 268.
Epoecus 628.
Equisetum arvense 624.
Ergatül 525.
Erkenntnistheorie 76. 95. 223.
Ernährung. Wirkung auf das Dickenwachstum 265.
Ernährungsdifferenzen, Wirkung auf das Dickenwachstum 262.
Erodium gruinale 732.
Erregung 146.
Eryobotrya japonica 614.
Erythrozyten 705.
Eserin 891.

F.

Fadenbildung im Hühnerblut 705, im Säugetierblut 712.
Fähigkeiten, elektive der Resorptionsorgane 748.
Faltung der Zellwände 725.
Farbenwechsel 863. 888.
Färbung der Fische 272.
Färbung der Kokons von Seidenraupen 321.
Färbung der Schmetterlinge 116. 180. 580.
Faunistik 466.
Federn der Vögel 189.
Fermentverdauung 434.
Fettsucht 450.
Feuchtigkeit, Wirkung auf das Dickenwachstum 261.
Fibrin 709.
Finalität 7.
Fische 272. 640. 831.
Fischerei 831.
Fixieren 680.
Flacherie 451.
Flexuation 38. 65. 97.
Fliegen 633. 683.
Floristik 466.
Flügel, Bedeutung der, bei den Ameisenweibchen 628.
Fluktuation 557.
Formica rufa 219.
Formica sanguinea 210.
Formicidae 210. 565. 624. 801.
Formicoxenus nitidulus 627.
Fortbewegungsapparate, chitinöse bei Insektenlarven 630.
Fortpflanzung 27. 46. 427. 489.
Fritillaria imperialis 623.
Frosch 685. 863. 888.
Frühsymptome der Raupenkrankheiten 448. 534.
Füllung von Blüten 481.
Funktionswechsel 9.

G.

Gährung 238.
Gastropoden 124. 143. 751. 858.
Gattina 450.
Gelbsucht 450.
Generatül 525.
Geotaxis 24.
Gerinnung des Blutes 709.
Geschlechtsentwickelung 489.
Getreidearten 386.
Gleichgewichtszustand des Organismus 18. 33
Granula freie im Blut 701.
Grasserie 450.
Grönland 256.
Gymnophiona 70.
Gymnotus 646.

H.

Hamster 334.
Hämocyanin 751.

Harnstoff 708.
Hartford Trinity College 63.
Halbbildungen 351.
Helix pomatia 751. 858.
Hefe 255.
Helianthus annuus 673.
Hermaphroditismus 66.
Himmelsrichtung, Wirkung auf das Dickenwachstum 263.
Histogenese 641.
Histologie 640.
Hochzeitskleid 907.
Hodenbläschen 497.
Hohlgebilde 806.
Hühnerblut 697.
Hybride 289. 321. 395. 508. 545. 609 881.
Hydra fusca 489.
Hydrobiologie 62. 63. 223. 249. 318. 463. 831.
Hydromechanik 806.
Hygiene 828.
Hygrochasie 736.
Hyponastie 258. 267.

I.

Ich 80.
Ideenlehre Platos 848.
Infantilismus 317.
Infusorien 46.
Ingen-Housz 220.
Insekten 180. 630. 683.
Isomakrogamie 50.

J.

Johannisbeere 614.

K.

Käfer 180.
Kalksucht 449.
Karyogamie 46.
Keimsubstanz 778. 833.
Keimzellen 289.
Kernteilung 46.
Kleistanthie 163.
Kleistogamie 129. 161. 193.
Kleistopetalie 163.
Knospung 489.
Kohäsionsmechanismen 657. 671. 721.
Kohäsionszug 671. 723.
Kohlehydrate 440.
Kokon 321. 331.
Konjugation 46. 194. 840.
Kontinuität günstiger Varianten 244.
Kopulation 47. 427.
Kopulationsorgan 5. 427.
Körperchenkrankheit 450.
Kreuzungen 289 321. 414. 545. 609. 884.
Kropf 754.
Krümmungen 258, hygroskopische 661.
Kryptomerie 410.
Kultureinfluss 109.
Kulturpflanzen 386. 609. 882.
Kurare 892.

L.

Laboratorium, botanisches 791.
Labyrinth 678
Längsdruck, Wirkung auf das Dickenwachstum 259. 265.
Laphria 683.
Larven Bewegungsapparat 630.
Larvenzeichnung 326.
Lasius niger 216.
Laubmoose 727.
Leben, Entstehung der Lebewesen 303. 340. 780.
Lepidopteren 116. 184. 208. 580. 690.
Leukophoren 870.
Lichteinfluss auf die Assimilation 234.
Lichtentwickelung bei Pflanzen 64.
Lilium candidum 725.
Limnobiologie 62. 223. 249. 318. 463. 831.
Linaria vulgaris 666.
Lipoide 753.
Literatur, wissenschaftliche 254.
Lokomotion 126. 630.
Lomechusini 568.
Loquat 614.
Lucilia 633.
Lunz 463.
Lycosa pullata Cl. 5.
Lycosa riparia C. L. Koch 5.
Lycosidae 4.

M.

Makrosporangien 737.
Malopterurus 645.
Mechanik 192..
Melanophoren 865. 888.
Membrana basilaris 600.
Membranbildung 744.
Mensch, Phototropismus 687.
Menschheit, Zukunft der 37. 65. 97; Deszendenz des Menschen 282. 304.
Merogonie 358.
Metaphysik 76. 95.
Metereologie 192.
Methan, Oxydation 190.
Metopismus 75.
Mikrobiologie 190. 255.
Mikrocephalie 285.
Mikroorganismen 190. 255.
Mimikry 116. 272.
Mittersee 470.
Mnium punctatum 675.
Molluskensperma 744.
Mormyriden 646.

Morphin 897.
Muscardine 449.
Muskelfasern 641.
Muskelphysiologie, allgemeine 126.
Mutationstheorie 7. 37. 65. 97. 129. 161. 193. 244. 334. 385. 518. 545. 881.
Mytilus 744.
Myxödem 755.

N.

Nachkommenschaft von Mischrassen 325.
Nanocephalie 285.
Naturwissenschaft, allgemeine 252.
Neu Guinea 284.
Nikotin 898.
Noctiluca 48.

O.

Obersee 470.
Ohr 600.
Ophidier 859.
Opilio 858.
Optimumkurve 226.
Organ, cortisches 600.
Organ elektrisches 640.
Orthotrichum diaphanum 727.

P.

Panmixis 783. 833.
Papagei 600.
Papilio podalirius 580.
Papilionaceenhülsen 734.
Parasitismus 633. 690.
Parthenogenesis 26. 357. 838.
Pathologie 448. 534. 754.
Pathologie, experimentelle 249. 754.
Pebrine 450.
Pedalganglion 126. 143.
Pelargonium 667.
Peptide 378. 430.
Peristom 727.
Pflanzenanatomie 257. 657. 721.
Pflanzenphysiologie 64. 129. 160. 193. 225. 257. 385. 481. 657. 721. 881.
Pharmakologie 249.
Phototaxis 24.
Phototropismus der Tiere 677.
Phylogenese 304.
Plankton 62. 63. 223. 249. 467.
Planorbis 860.
Platonismus 848.
Plasmolyse 855.
Physik 159. 192. 806.
Physiologie, Praktikum für Mediziner 287; Handbuch der, des Menschen 879; Lehrbuch der, des Menschen 910.
Pigmentzellen 863. 888.
Polygordius 199.
Polymorphismus 624.
Polypeptide 378. 430.
Polypodium vulgare 673.
Ponera 625.
Porenlage 667.
Postgeneration 361.
Prävalenzregel 398.
Prinzipialkoordination 81.
Probiologie 303. 340. 780.
Proteine 370. 430.
Protoplasmabewegung 239.
Pseudokleistogamie 178. 193.
Psychologie 76. 95.
Psychophysik 70. 95.
Puppenentwickelung 580.
Pygmäen 282. 304.
Pygostenini 571.

Q.

Quellen 677.
Quellungsfähigkeit 661.
Quitte, japanische 614.

R.

Raja 641.
Rana 685. 863. 888.
Raupenkrankheiten 448. 534.
Reaktionsgeschwindigkeit im Organismus 225.
Realisationsfaktoren 343.
Reduktion von Organen 41.
Regeneration 361. 367.
Resonanztheorie, Helmholtzsche 600.
Resorptionsorgane 748.
Rheotropismus 679.
Ribes sanguineum 614.
Rindendruck, Wirkung auf das Dickenwachstum 262. 263. 264.

S.

Saccocirrus 199.
Samenkapsel 661.
Säugetierblut 703.
Saugmechanismus 741.
Schädellehre 98. 285.
Schichtlinien 666.
Schilddrüse 754.
Schillerfarben 180.
Schlaffsucht 451.
Schlangen 859.
Schleudermechanismus 734.
Schlundtasche 201.
Schmarotzer 633
Schmetterlinge 116. 184. 208. 580. 690.
Schnecken 124. 143. 751. 858.
Schrumpfungsachsen 662.
Schrumpfungsmechanismen 657. 721.
Schuppen der Käfer 184.
Schuppen der Schmetterlinge 184. 580.
Schuppenformen, Veränderung b. Schmetterlingen 580.

Schuppenhaare 741.
Schutzfärbung 116. 272.
Schwänze der Lepidopteren 208.
Schwerkraft, Wirkung auf das Dickenwachstum 258.
Schwermetalle 751.
Seeigeleier 744.
Seidenraupe 321. 448.
Sekretion, innere 754. 909.
Selaginella 737.
Selbstdifferenzierung 349.
Selbstregulation 360.
Selektion 3. 15. 37. 65. 97. 244. 272. 385. 545. 609. 833. 907.
Sinn, statischer 678.
Siredon pisciformis 861.
Skelett des tierischen Spermiums 854.
Soziologie 102.
Solenopsis fugax 218.
Spaltungsregel 398. 882.
Sperma 744.
Spermien 427. 854.
Spinnen 4.
Stationen, Biologische 62. 63. 256. 318. 463. 831; botanische 791..
Stellaria 172.
Stipa capillata 732.
Stirnbein 75.
Stoffwechsel 441. 765.
Streifenlage 667.
Streifenzüge 666.
Strongylocentrotus purpuratus 744.
Struma 754.
Strychnin 902.
Süßwasserforschungsstation 62. 318. 463.
Symmixis 397.

T.

Taraxacum officinale 725.
Teleologie 7. 267. 366.
Temperatureinfluss auf das Wachstum 225.
Termitengäste 565.
Tetania strumipriva 760.
Thyraden 763.
Thyreoidea 754.
Tillandsia 741.
Tod 785.
Tonus 126. 143.
Torpedo 641.
Tragopogon pratense 726.
Tropismen 679.
Turbellarien 24. 858.
Typhus 828.

U.

Ultramikroskop 697.
Unterricht 249.
Untersee 466.

V.

Variation 15. 37. 65. 97. 129. 244. 334. 395. 508. 545. 609. 769. 833. 881.
Veratrin 905.
Verdauung 434.
Vererbung 109. 289. 321. 358. 395. 508. 524. 545. 621. 769. 833.
Vergnügung 771.
Vermes 199.
Veronica serpyllifolia 736.
Vicia 167.
Vitalismus 88. 221. 366.
Vögel 180. 600.
Vorderdarm des *Polygordius* und des *Saccocirrus* 199.

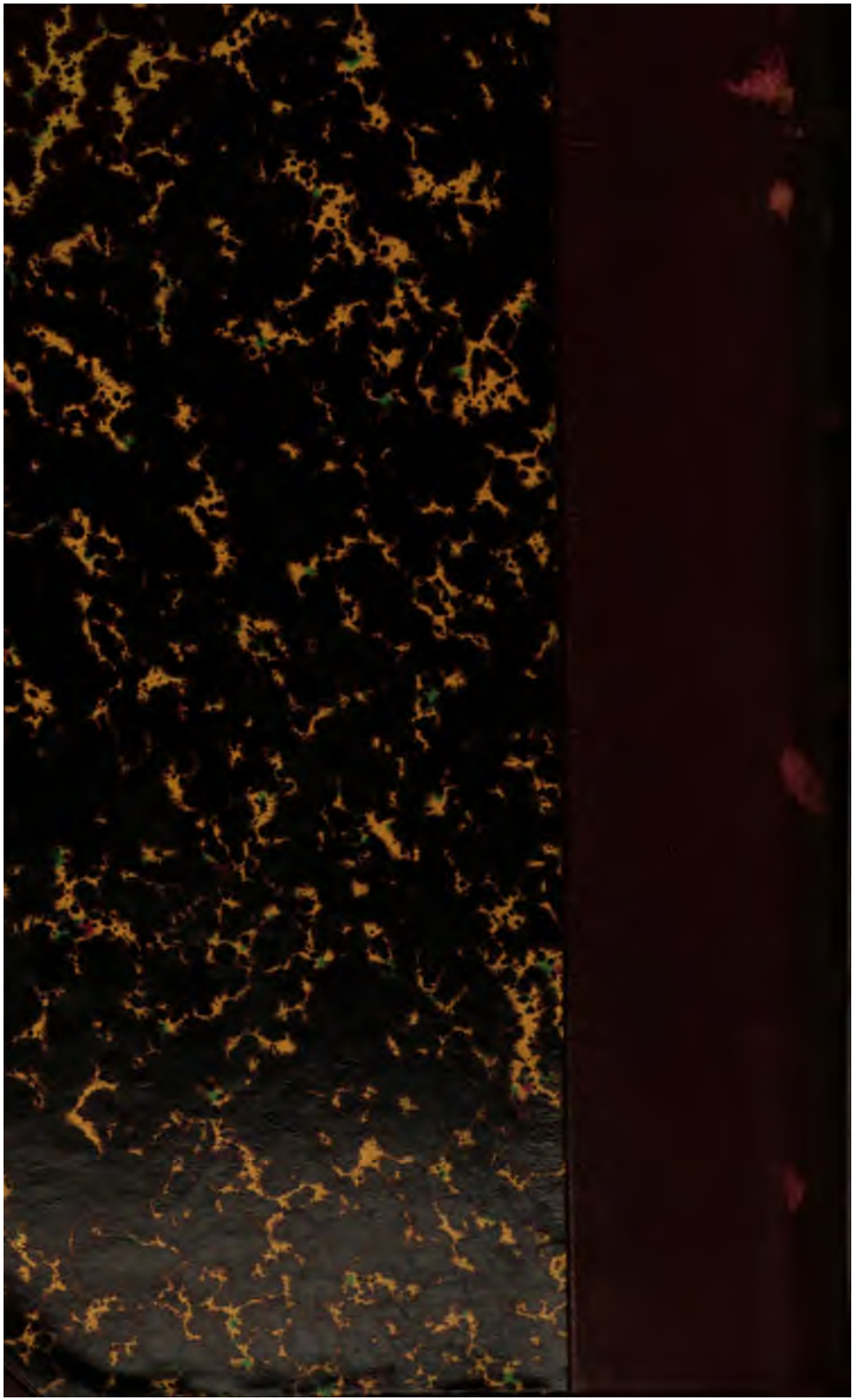
W.

Wachstum 225. 350. 504.
Wandspannung 806.
Warren Triennial Prize 880.
Washington 791.
Wasserabgabe 671.
Wasserstoff, Oxydation 190.
Wasserzufuhr 674.
Weltbild der modernen Naturwissenschaft 252.
Wind, Wirkung auf das Dickenwachstum 264.
Würmer 199.
Wüstenlaboratorium, botanisches 791.

X.

Xerochasie 736.

Z.

Zähmung einer *Formica rufa* 219.
Zelle 252.
Zellenwachstum, zytotypisches 504; organotypisches 504.
Zellwand 725.
Zentralnervensystem 124. 143.
Zentrifugalkraft, Wirkungen auf das Dickenwachstum 264.
Zerknitterung 673.
Zeugung, geschlechtliche 769. 833.
Zielstrebigkeit 7. 267. 366.
Zuchtwahl 3. 15. 37. 65. 97. 244. 272. 385. 545. 609. 769. 833. 907; physiologische 3.
Zweckmäßigkeit 7. 267. 366.
Zwergvölker 283. 304.
Zwergwuchs 282. 304.

NB415+